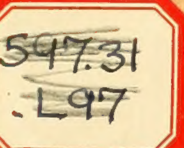
Luther, A.F.
Beiträge zur kenntnis
von muskulatur und
skelett des kopfes des
haies Stegostoma tigri-
num Gm. und der holoce-
phalen. 1909.


PRESSBOARD
PAMPHLET BINDER
Manufactured by
GAYLORD BROS. Inc.
Syracuse, N. Y.
Stockton, Calif.

ACTA SOCIETATIS SCIENTIARUM FENNICÆ
TOM. XXXVII. N:o 6.



Beiträge zur Kenntnis von

Muskulatur und Skelett des Kopfes des Haies Stegostoma tigrinum Gm. und der Holocephalen

mit einem Anhang über die Nasenrinne

von

ALEX. LUTHER.

Mit 36 Figuren im Text.





HELSINGFORS, 1909.
DRUCKEREI DER FINNISCHEN LITERATURGESELLSCHAFT.



ACTA SOCIETATIS SCIENTIARUM FENNICÆ
TOM. XXXVII. N:o 6.

Beiträge zur Kenntnis von Muskulatur und Skelett des Kopfes des Haies Stegostoma tigrinum Gm. und der Holocephalen mit einem Anhang über die Nasenrinne

von

ALEX. LUTHER.

Mit 36 Figuren im Text.

HELSINGFORS, 1909.
DRUCKEREI DER FINNISCHEN LITERATURGESELLSCHAFT.



Vorwort.

Während der Drucklegung meiner Arbeit über die vom N. trigeminus innervierte Muskulatur der Selachier (Haie und Rochen) erhielt ich von Herrn Dozenten K. M. Levander zur Untersuchung ein von ihm aus dem Roten Meer mitgebrachtes Exemplar von *Stegostoma tigrinum* Gm. Diese Hai-Art, über deren Kopf-Skelett und Muskulatur ich in der Literatur keine Angaben finde, konnte in der erwähnten Arbeit nur noch ganz kurz berücksichtigt werden. Es schien mir jedoch erwünscht auch diesen Repräsentanten der *Orectolobidæ* näher kennen zu lernen, nachdem sich *Chiloscyllium* als in vielen Beziehungen eigentümlich differenziert erwiesen hatte. Es stand zu hoffen, dass hier Aufschluss zu finden sei über eine Reihe von Fragen, die mit der rostralen Lage des Mundes und der Kürze der Kiefer in Zusammenhang stehen. Durch diese besonders weit vorgeschobene (subterminale) Lage von Mund und Kieferapparat mussten hier die von derselben korrelativ bedingten Eigentümlichkeiten an den übrigen Teilen des Kopfes besonders deutlich hervortreten. Eine Erkenntnis dieser Eigentümlichkeiten musste aber für die Beurteilung der Kopfform der uralten Selachierfamilie der *Heterodontidæ* sowohl wie auch derjenigen der Holocephalen von grosser Wichtigkeit sein.

Während in dem *Stegostoma* behandelnden 1. Teil dieser Arbeit das Kopfskelett und fast die ganze von Kopfnerven versorgte Muskulatur berücksichtigt wird, konnte ich mich im 2. Teil, der den Holocephalen gewidmet ist, auf eine Neubeschreibung der vom N. V versorgten Muskulatur, inbezug auf welche ich zu teilweise neuen Deutungen gelangte, beschränken, da hier über das Skelett und zum Teil auch über die Muskulatur schon andere Arbeiten vorlagen. Dieser Teil bildet eine Fortsetzung meiner Studien über das motorische Gebiet des N. trigeminus. Daran wurden dann in einem besonderen Abschnitt Erörterungen allgemeinerer Art geknüpft.

Als Material standen zu meiner Verfügung:

Stegostoma tigrinum Gm. 1 dem Zoolog. Museum in Helsingfors gehöriges Ex. aus Massaua am Roten Meer, gesammelt von Herrn Dr. K. M. Levander.

Chimæra monstrosa L. 2 ♀ Herrn Geheimrat Prof. M. Fürbringer in Heidelberg gehörig; 2 ♀ aus Norwegen, die Herr Dr. R. Boldt mir freundlichst überliess; ferner 1 ♂ aus Nizza, dem Zoolog. Museum in Helsingfors gehörig.

Callorhynchus callorhynchus L. 1 ♀ Herrn Prof. M. Fürbringer in Heidelberg gehörend. (Das Exemplar war schon z. T. präpariert und nicht ganz gut konserviert, sodass insbesondere die Nerven sich nicht mehr überall verfolgen liessen).

Den Herren Dr. K. M. Levander und Dr. R. Boldt, besonders aber Herrn Geheimrat Prof. Dr. M. Fürbringer spreche ich für die freundliche Unterstützung mit Material meinen herzlichen Dank aus.

I. Stegostoma tigrinum (Gm.).

A. Kranium.

Am Schädel fällt (vgl. F. 1, 2) ebenso wie bei *Heterodontus* (Gegenbaur 1872, p. 82—83, T. II, F. 1) die starke Längenausdehnung der präorbitalen Strecke des Kraniums auf. Wie bei diesem Hai ist auch hier die rostrale Lage der Kiefer, und die dadurch bedingte starke Entfaltung des Ursprungsteils des M. præorbitalis hierfür verantwortlich zu machen. Rostral divergieren die Nasenkapseln stark in lateroventraler Richtung, sodass sich die Präfrontallücke (F. 2 *prfrl*) dorsal zwischen dieselben einschieben kann. Der Rostralknorpel (*cr*) ist nur schwach entwickelt. Er entspringt ventral von der Präfrontallücke zwischen den Nasenkapseln und steigt im Bogen dorsalwärts, wobei er sich distalwärts verbreitert und abplattet. Er ragt rostral sehr wenig über die Nasenkapseln hinaus.

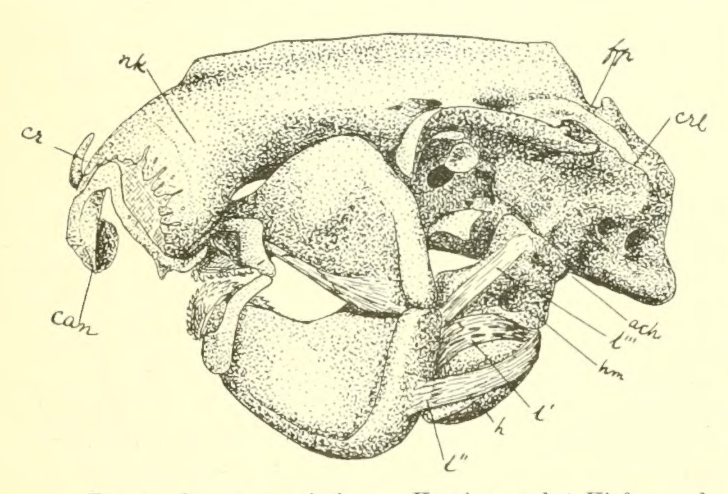


Fig. 1. *Stegostoma tigrinum.* Kranium nebst Kiefer- und Hyalbogen von der linken Seite. *l'*, *l''*, *l'''* Ligamente (vgl. Text). Erklärung der übrigen Bezeichnungen am Schluss der Arbeit. (Der vordere Teil des Nasenflügelknorpels *can* ist zu weit ventral- und rostralwärts gezogen).

Die Nasenkapseln (*nk*) sind gut entwickelt (vgl. F. 1 und 2). Der sie umgebende Knorpel ist vom „Nasenflügelknorpel“ völlig getrennt. Der Rand des Kapselknorpels zeigt oben und lateral eine Reihe Einschnitte und Lochbil-

dungen (F. 1), letztere in solcher Lage, dass sie offenbar je einem Einschnitt entsprechen, sei es, dass ein schwacher Einschnitt sich genau distal von einem Loch befindet, sei es, dass das Loch sich mitten in einer Knorpelzacke befindet, die ihrer Breite nach zwei anderen Zacken entspricht. Ganz ähnliche, aber längere Zacken beobachtete ich an der Nasenkapsel von *Chiloscyllium punctatum* (vgl. 1909, T. III, F. 24, 25). Diese Zacken umgeben hier oben und seitlich die Nasengruben wie ein Kranz von Zirren. Ein Vergleich von *Chiloscyllium* mit *Stegostoma* könnte wohl die Annahme entstehen lassen, das ersteres ein primitiveres Verhalten repräsentieren würde und dass bei letzterer eine Verschmelzung von ursprünglich freien Zacken statt fand. Da es sich jedoch hier um ein unter den Selachiern vereinzelt dastehendes Verhalten handelt, und gerade die betreffenden Formen offenbar hoch differenziert sind; da ferner, wie unten näher dargelegt werden soll, an den Extrabranchialia von *Stegostoma* ganz ähnliche Zackenbildungen aller Wahrscheinlichkeit nach sekundär entstanden sind, ist es mir wahrscheinlicher, dass sich die Zacken sekundär aus einer einheitlichen Knorpelkapsel herausdifferenzierten. Es würde das mit den bisherigen Anschauungen über die Nasenkapseln in Einklang stehen. Die Zackenbildungen wie auch die bei verschiedenen Cyclostomen, Fischen und Dipnoern vorkommenden Durchbrechungen der knorpeligen Nasenkapseln, welche stets der Richtung der Falten der Geruchsschleimhaut parallel sind, dürften eben in ihrer Entstehung durch Reduktion des Knorpels von Falten abhängig sein. Als Analogie verweise ich wiederum auf die Zacken- und Lochbildungen an den Extrabranchialia (s. unten), welche gleichfalls Schleimhautfalten, — den Kiemenblättchen, — zur Stütze gereichen. — In beiden Fällen reichen die Schleimhautfalten genau so weit wie die Zacken, doch ist die Anzahl der ersteren weit grösser als die der letzteren.

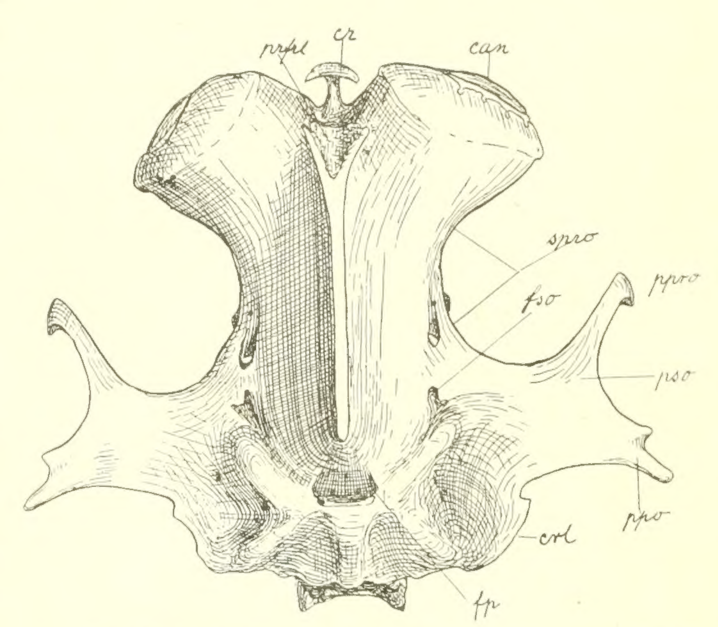
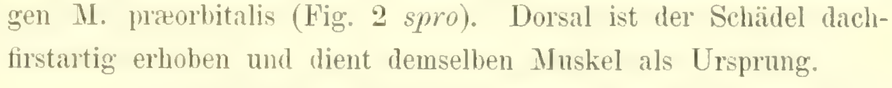


Fig. 2. *St. t.* Dorsalansicht des Kraniums. *spro* von dem M. præorbitalis ausgefüllte Einbuchtung.

Die Gestalt des Nasenflügelknorpels (*can*) geht aus Fig. 3 hervor. Am hinteren Rand seines medialen Lappens entspringt ein Ligament (*lig*), das an der lateralen Fläche

des dentalen Randes des Palatoquadratum ausstrahlt (F. 1). Caudal ist die Nasenöffnung durch eine sehnige Platte begrenzt (F. 3), die einen Ausschnitt im Knorpel füllt.

Am Übergang der Ethmoidal- in die Orbitalregion bildet der Schädel ventral jederseits einen starken Vorsprung für die Verbindung mit dem Palatoquadratum (F. 4 *pa*). Der rostrale Rand dieses Vorsprungs ist fast vertikal und reicht ebenso weit ventralwärts wie der ventrale Rand der Nasenkapsel. An der Spitze biegt der Umriss fast rechtwinklig caudalwärts, um in denjenigen der Basis cranii überzugehen. — Lateral findet sich eine grosse Einbuchtung des Schädels zur Aufnahme des mächtigen M. præorbitalis (Fig. 2 *spro*). Dorsal ist der Schädel dachfirstartig erhoben und dient demselben Muskel als Ursprung.



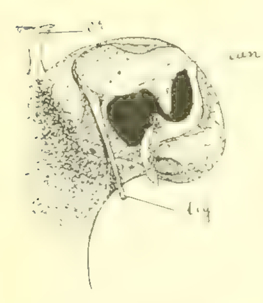


Fig. 3. *St. t.* Nasenkapsel von der Ventralseite. *lig* zum ventralen Rand des Palatoquadratum ziehendes Ligament.

Die rostrale Lage des Kieferapparats und die starke Entfaltung von Muskeln rostral wie caudal vom Auge bedingten in der Orbitalregion starke Veränderungen. Das relativ kleine Auge — der Bau desselben (Iris) stimmt mit demjenigen der Nachtselachier (vgl. Franz 1905, p. 781) überein — wurde sehr stark lateralwärts und etwas caudalwärts gedrängt (F. 2) und das dasselbe schützende Dach in einen weit vorspringenden Proc. supraorbitalis ausgedehnt (F 2, *pso*), der sich in die Proc. prae- (*ppro*) und postorbitales (*ppo*) gabelt. Die Basis dieses Proc. supraorbitalis wird vorn durch den M. præorbitalis, hinten durch den Lev. palatoquadrati ext eingebuchtet. Die ganze Orbitalregion erscheint in rostrocaudaler Richtung stark zusammengedrängt, ein Umstand, der bei seitlicher Ansicht des Schädels am deutlichsten hervortritt (vgl. F. 1 und F. 4 mit verschiedenen Figuren bei Gegenbaur 1872 t. 1 und 2 sowie Luther 1909 t. I, II, IV). Die beiden Augenhöhlen sind weit aus einander gerückt. Vorn wird jede Orbita durch einen deutlichen Wulst begrenzt, der sich dorsal in den Proc. supraorbitalis fortsetzt. Nur ein schwacher Wulst begrenzt sie dagegen ventral; er repräsentiert den bei verwandten Gattungen gut ausgebildeten Boden der Orbita.

Am caudalen Teil des Grundes der Höhle entspringt nahe der oberen Begrenzung der knorpelige Augenträger (Bulbusstütze Franz; F. 4 *atr*). Dieser ist kräftig, stark in die Länge gedehnt, in seinem proximalen Teil rostralwärts gebogen, distal keulenförmig verdickt. Am Ende befindet sich wie gewöhnlich eine Grube für die Verbindung mit dem Bulbus oculi (vgl. F. 19 und 20 *atr*).

Die Nervenlöcher sind einander genähert und zum Teil verschoben. So besitzt der N. opthalmicus superficialis, der dicht über der Basis des Augenträgers zusammen

mit dem N. ophth. profundus austritt (F. 4 *nos* + *nopr*), nur einen sehr kurzen Verlauf innerhalb der Orbita. Etwas vor seiner Austrittsöffnung liegt diejenige des N. III (*III*). Das Loch für den N. IV (*IV*) liegt wie gewöhnlich dicht ventral vom N. ophth. superficialis. Der Abducens dagegen durchbohrt die Schädelwand zusammen mit den Nn. V_2, V_3 und VII.

Noch im Bereich des Proc. supraorbitalis, der seiner Lage nach fast einem Proc. postorbitalis entspricht, jedenfalls denselben in sich schliesst, beginnt die Labyrintregion. Die dachfirstartig erhobene Schädeldecke erreicht hier ihre grösste Höhe um dann, in der Mitte platter werdend, steil caudalwärts abzufallen. Die Parietalgrube (F. 1, 2, 4 *fp*) bildet dabei einen scharfen Einschnitt, dessen hintere Begrenzung durch einen kurzen queren Wulst gebildert wird.

Der vordere und hintere Labyrintkanal bilden an der Oberfläche deutliche Wülste (F. 2). Lateral von dem letzteren bildet den Umriss des Schädels in der Dorsalansicht eine Knorpelcrista (F. 1, 2, 4 *crl*) die eine caudale Fortsetzung des Proc. supraorbitalis darstellt, und an der dorsal ein Teil der spinalen Muskeln, ventral der Levator palatoquadrati entspringen. Die Kranio-Hyomandibular-Verbindung (F. 1 *ach*) liegt ausserordentlich weit rostral, nämlich ventral von dem rostralsten Teil der Labyrintregion. Sie ist gut ausgebildet und von sattelartiger Beschaffenheit. Von einem stark vorragenden lateralen Höcker (F. 4 *a*) zieht in schwachem Bogen ein Wulst rostroventralwärts, um hier, ventral von Facialis-Austritt, zu enden. Ventromedial vom caudalen Ende des Höckers findet sich ferner an der Schädelbasis ein Höcker (*b*), der vermutlich die Bewegungen des Hyomandibulare caudal hemmt. An der Ventralseite dieses Höckers befestigt sich der 1. Kiemenbogen. — Dicht caudal vom Gelenkhöcker liegt der Austritt des N. IX, etwas weiter caudal der des N. X.

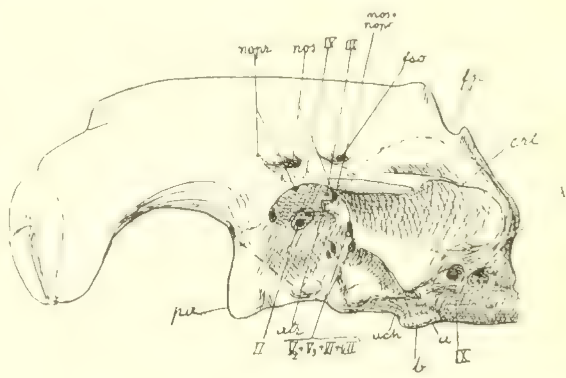


Fig. 4. *St. t.* Kranium von der linken Seite zur Demonstration der Nervenaustritte. Proc. supraorbitalis und Augenträger (*atr*) abgeschnitten. Die grobgestrichelte Linie an der Basis des Gelenkvorsprungs *pa* deutet die Grenze der Schädelbasis in der Mittellinie an.

Die Occipitalgegend des Kraniums fällt caudal- und ventralwärts schräg ab, sodass der ventralste Teil noch um etwa eines Wirbels Länge das Foramen occipitale caudalwärts überragt. In einer ventral vom Vagusloch (*X*) befindlichen Vertiefung münden zwei dünne Kanäle für die spinooccipitalen Nerven x und y, direkt hinter dem Vagus ein etwas stärkerer für den N. z. aus. — Ventral vom Foramen occipitale findet

sich ein ansehnlicher, linsenförmiger Chordarest. Rechts und links von diesem ragen caudalwärts Höcker vor, die unteren Bögen entsprechen und sich mit dem ersten unteren Bogen der Wirbelsäule verbinden. Dorsal von diesen Vorsprüngen finden sich zwei kleinere Höcker, die sich dem ersten, nur aus einem oberen Bogen bestehenden Halbwirbel anlegen.

B. Visceralskelett.

Lippenknorpel. Der Prämaxillarknorpel (F. 5 *cpm*) ist von mässiger Grösse und einem an dem medioventralen Rand der knorpeligen Nasenkapsel gelegenen Höcker der letzteren durch Bindegewebe fest angeschlossen. An seiner rostralen Fläche befindet sich eine Furche, die die rudimentäre Strecke des nasalen (Garman 1888) Schleimkanals (*can. n*) aufnimmt. Die beiden anderen Lippenknorpel sind gut entwickelt und am Mundwinkel in gewöhnlicher Weise mit einander verbunden. Ihre Form geht aus Fig. 5 hervor. Der prämandibulare Knorpel (*cpmd*) ist in ähnlicher Weise wie ich es bei *Chiloscyllium punctatum* fand (vgl. 1909, p. 110), in der Mitte unverkalkt und sehr biegsam. (Die betreffende Stelle ist in der Figur schraffiert). Auch hier steht diese Stelle in Beziehung zu den eigentümlichen Faltenbildungen am Mundwinkel und ist ohne Zweifel im Anschluss an dieselben entstanden.

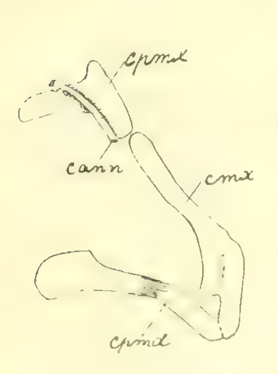


Fig 5. *St. t.* Lippenknorpel. Der Prämaxillarknorpel (*cpmx*) ist um 90° aus seiner natürlichen Lage gedreht. *can. n.* nasaler Schleimkanal.

Die Kiefer (F. 1) sind kräftig und von sehr gedrungenem Bau. Ihre Lage ist, ähnlich wie bei *Chiloscyllium* eine stark rostralwärts verschobene. In der Symphyse divergieren die beiden Hälften stark. Am Palatoquadratum (F. 9) erhebt sich der dorsale Rand von beiden Enden her ziemlich gleichmässig bis zur Mitte des Knorpels, wo er einen abgerundeten Höcker bildet. Der symphysiale Teil ist medialwärts gebogen, der articulare lateralwärts, eine flache Muskelgrube bildend (F. 1). Sehr dick ist der mittere Teil, der lateralwärts schwach, medialwärts als Gelenkhöcker für das Palatobasalgelenk (F. 9 *pb*) stark vorspringt. Der symphysial von diesem Gelenk gelegene Teil ist nur wenig niedriger als der articulare. Da der Kiefer von dem bei anderen Haien waltenden Verhalten stark abweicht, habe ich in F. 6—8 die Innenseite des linken Oberkiefers von drei Repräsentanten verschiedener anderer Gruppen abgebildet. Die ungleich stärkere Entfaltung des symphysialen Teils bei letzterer Gattung, welcher Teil hier allein die Zahnplatte trägt, springt sofort

in die Augen. An der articularen Hälfte ist die Lage des inneren Kiefergelenks (*mi*) in der Nähe des Palatobasalgelenks bemerkenswert. Die Gelenkpfanne für das erstere wird vorn durch einen stark vorragenden Höcker begrenzt. Dorsal von der Verbindungslinie zwischen Palatobasal- und innerem Kiefergelenk liegt eine tiefe Grube ($mlpi^{i}$), in der der M. levator palatoquadrati internus inseriert.

In den oben erwähnten Verhältnissen spricht sich offenbar eine Zusammendrängung und Reduktion des articularen Kieferabschnitts aus, die der Ausbildung des symphysialen Abschnitts parallel ging. Allerdings können die Gelenkhöcker und Pfannen nicht als völlig fixe Punkte gelten. Das innere Kiefergelenk z. B. ist zweifelsohne sekundär rostralwärts gerückt; auch könnte man sagen, dass das Palatobasalgelenk caudalwärts gerückt ist. Für die Beurteilung dieser Verhältnisse habe ich jedoch keine sicheren Anhaltspunkte, und die oben erwähnten Fakta geben immerhin ein Bild von den anderen Haien gegenüber vorhandenen Unterschieden. Wollte man die bei anderen Haien unterschiedenen Pars quadrata und Pars palatina auch hier als solche bezeichnen, so müsste die Grenze zwischen beiden etwas caudal vom Palatobasal-Gelenkhöcker gezogen werden. Der höchste Teil des Knorpels würde also dem Palatinteil angehören.

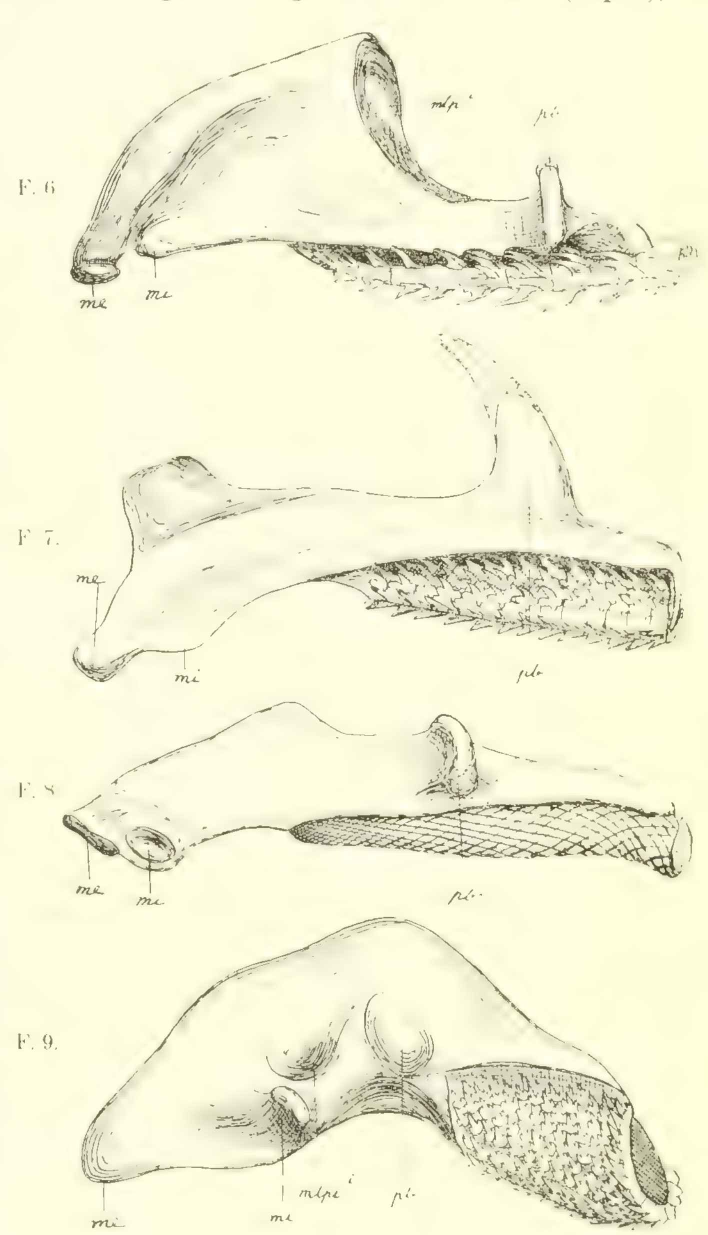


Fig. 6. Palatoquadratum von *Heptanchus cinereus* von der Medialseite gesehen. Fig. 7. Ditto von *Squalus acanthias.* Fig. 8. Ditto von *Mustelus* (*lævis*?). Fig. 9. Ditto von *Stegostoma tigrinum.* *me* äusseres, *mi* inneres Mandibulargelenk; *mlpi* Insertion des M. levator palatoquadrati; $mlpi^{i}$ Ditto des M. levator palatoquadrati internus; *pb* Palatobasalfortsatz.

Das Mandibulare (F. 1) ist gleichfalls symphysial kräftiger ent-

faltet als articular. Die laterale Muskelgrube ist gut entwickelt. Sie lässt am articularen Rand einen verdickten Wulst frei, an dessen oberem Ende sich die flache Pfanne des äusseren Kiefergelenks findet. Das innere Kiefergelenk wird durch einen medialen Fortsatz des Mandibulare, der in die erwähnte Pfanne des Palatoquadratum passt, gebildet. Es handelt sich um eine Art Schiebegelenk, das eine weite Kapsel besitzt. Derselbe Fortsatz des Mandibulare, der mit seiner rostralen Fläche sich an der Bildung des inneren Kiefergelenks beteiligt, springt caudalwärts gegen das Hyomandibulare als Sustentaculum vor. Er bildet den Kopf für eine wohlentwickelte, mit zwei ansehnlichen Gelenkhöhlen und dazwischen liegender faserknorpeliger Zwischenscheibe versehene hyomandibulo-mandibulare Articulation. Diese findet nicht unter Vermittelung des Bandapparats statt. In der Symphysialgegend stellen die beiderseitigen Unterkiefer ventral eine fast ebene Platte dar, die in ihrer seitlichen Ausdehnung der zahntragenden Strecke entspricht.

Der Kieferbogen ist durch verschiedene Ligamente mit dem Kranium verbunden. Ein am Nasenflügelknorpel entspringendes Band wurde schon S. 6—7 erwähnt. Ansehnliche sehnige Bandmassen finden sich in der Gegend des Palatobasalgelenks. Das kräftigste Band entspringt medial von dem Cranio-hyomandibular-Gelenk an der Basis cranii und zieht der inneren Fläche des Kieferstiels entlang auswärts. Da es von der medialen Fläche des letzteren Knorpels eine Verstärkung erhält, dürfte es dem hinteren der von GEGENBAUR (1872, p. 169) beschriebenen Seitenbänder des Hyalbogens entsprechen. Am caudalen Rand der Hyomandibulo-Hyal-Verbindung entsendet es einen Zweig (F. 1 *l'*) der lateral über die Verbindung der beiden Knorpel zieht und an der rostralen Seite des oberen Endes des Hyale sich befestigt, während die Hauptmasse des Bandes in einer Rinne (F. 12 *r*) des äusseren Knorpelendes vorwärts zieht, mit einigen Fasern an diesem Befestigung gewinnt, und dann auf das Mandibulare übertritt. Ein kleines Bündel (F. 1 *l''*) inseriert hier an der äusseren Fläche des Knorpels, die Hauptmasse dagegen an der Medialseite etwas symphysial vom Gelenk. Dazu kommen noch schwächere sehnige Züge, die dorsal von diesem Band Hyale und Mandibulare verbinden.



Fig. 10. *St. t.* 1/1 Spitzlochknorpel, in einer Ebene ausgebreitet.

Ein Spitzlochknorpel ist vorhanden. Er stellt eine in 4 Lappen ausgezogene, gebogene Platte dar (vgl. F. 1 u. 10). Durch Züge straffen Bindegewebes ist er mit dem oberen Teil des Palatoquadratum verbunden, wodurch der Spitzlochkanal an der Stelle, wo sich die Kieme befindet, offen gehalten wird.

An dem kräftigen Hyalbogen ist der Kieferstiel (F. 1 und F. 11 *hm*) kurz und gedrungen. Die Gelenkfläche für die Verbindung mit dem Kranium springt, der Sattelform der Artikulation entsprechend, rostral und caudal etwas vor, während Vor-

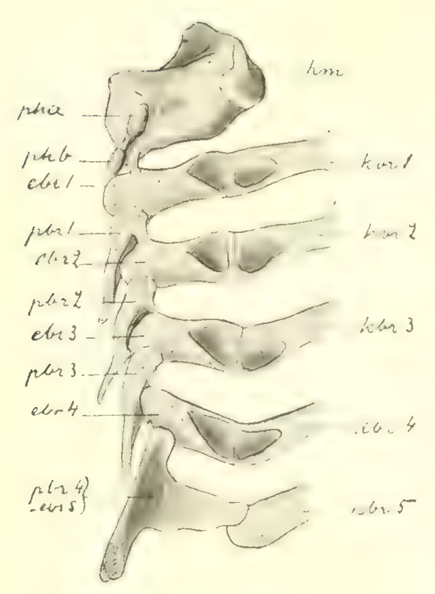


Fig. 11. *St. t.* c. $^1/_1$. Hyomandibulare und oberer Teil der Kiemenbogen von der Medialseite gesehen. *pha*, *phb* Pharyngohyale.

sprünge am Kranium lateral und medial entwickelt sind. Das dem Hyale zugewandte Ende des Hyomandibulare besitzt eine stumpfe Spitze, von der drei Wülste ausstrahlen, nämlich ein starker caudaler und ein kurzer medialer für die Verbindung mit dem Hyale, sowie ein lateraler, welcher zu einem Fortsatz zieht, an dem das kräftige „vordere Seitenband" (Gegenbaur 1872, p. 169) des Hyalbogens (F. 1 *l'"*) entspringt. Rostral vom den beiden letzteren Wülsten und etwas höher als diese findet sich ein Gelenkhöcker für die oben erwähnte Verbindung mit dem Sustentaculum. Das rostral vom N. VII verlaufende, Kranium und Hyomandibulare verbindende Ligament ist ziemlich schwach. Die Verbindung des Kieferstiels mit dem Hyale wird durch straffes Bindegewebe vermittelt.

Das Hyale (F. 12 *h*) ist am oberen Ende erweitert und besitzt dorsal einen ansehnlichen Kopf für die Verbindung mit dem Hyomandibulare. Dieser Kopf wird lateroventral von einer Rinne (*r*) begrenzt, in der das „hintere Seitenband" (vgl. oben S. 11) verläuft. Ein ventrales Ausweichen des Bandes wird ferner durch einen schwachen caudalen und einen stärkeren rostralen Höcker verhindert, von denen der letztere auch zur Befestigung eines Teils des erwähnten Bandes dient und rostral an das Mandibulare grenzt. Während das dorsale (laterale) Ende des Hyale breit und abgeplattet ist, verschmälert sich der Knorpel medialwärts stark und ist hier höher als breit. Die Copula (das Basihyale, *hc*) stellt eine viereckige Platte dar. Über die Hyalradien vgl. weiter unten S. 16.

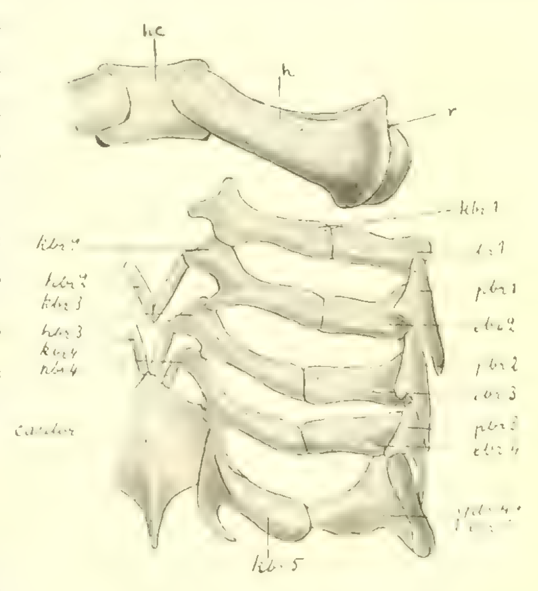


Fig. 12. *St. t.* c. $^1/_1$. Ventrale Hälfte des Hyalbogens und Kiemenbogen in ventraler Ansicht. Obere Hälfte der Kiemenbogen stark auswärts gebogen. *hc* Basihyale (Hyalcopula); *r* Rinne (vgl. Text); *cardbr* Cardiobranchiale.

Bemerkenswert sind zwei kleine Knorpel (F. 11 *pha* und *phb*), die caudal und medial vom oberen Ende des Hyomandibulare liegen. Sie sind diesem durch Bindegewebe dicht angeschlossen und helfen die Verbindung mit dem Kranium herstellen. Unter einander sind die beiden Knorpel

durch einen bindegewebigen Strang verbunden, der eine Zusammengehörigkeit anzudeuten scheint. Ein Vergleich mit den folgenden Visceralbögen zeigt nun, dass die beiden Knorpel zusammen eine ganz ähnliche Lage besitzen wie die Pharyngobranchialia des 1. bis 3. Kiemenbogens. Wie diese liegt der hintere Knorpel (*phb*) mit seinem caudalen Teil lateral vom Epibranchiale des folgenden Bogens[1]. Ich fasse deshalb die in Rede stehenden Knorpel als Rudimente eines dem Hyalbogen angehörigen Pharyngobranchiale auf.

Ist diese Deutung richtig, dann ist es wahrscheinlich, dass auch bei anderen Selachiern ähnliche Rudimente vorhanden sein werden. Aus der Litteratur kenne ich keine Angaben, die mit Sicherheit auf diese Gebilde zu beziehen wären. Die von Gegenbaur (1872 p. 204, 205, t. II, f. 4*) bei *Prionodon glaucus* gefundenen drei Knorpelchen scheinen zu weit rostral zu liegen um hier in Frage zu kommen, doch müssen erneute Untersuchungen hierüber entscheiden. — Bei *Heptanchus cinereus*[2], *Squalus acanthias* und *Squatina squatina* suchte ich vergebens nach einem Homologon der bei *Stegostoma* gefundenen Knorpel. Dagegen war bei einem grossen Exemplar von *Mustelus* (vermutlich *M. lævis*) jederseits am caudalen Rand des oberen Endes des Kieferstiels ein kleiner Knorpel vorhanden (F. 13 *ph*), der offenbar in dieselbe Kategorie gehört. Er ist grösstenteils in festes Bindegewebe eingeschlossen, das Hyomandibulare und Kranium verbindet. — In ähnlicher Lage liegt ein etwas grösserer Knorpel bei *Galeus galeus* (34 cm langes und erwachsenes Ex.).



Fig. 13. 1/1. *Mustelus* (*lævis?*). Linkes Hyomandibulare und Pharyngohyale (*ph*) von der lateralen Seite.

Die hier vertretene Ansicht über die Natur dieser Knorpel gewinnt dadurch eine fernere Stütze, dass bei den Holocephalen bekanntlich ein Knorpel vorhanden ist, der wahrscheinlich als Pharyngohyale zu deuten ist (vgl. z. B. Huxley 1876 p. 40; Schauinsland 1903 p. 10, t. XVII, f. 124 p.; Gaupp 1905 p. 873)[3].

[1] Diese Lagebeziehung geht nicht aus Fig. 11 hervor, da hier der Deutlichkeit halber Hyomandibulare und 1. Kiemenbogen etwas auseinander gezogen sind.

[2] Die ausserordentlich schlanke Gestalt des Hyalbogens bei den Notidaniden ist vielleicht nur scheinbar primitiv, ebenso der Umstand, dass hier der Kieferbogen keine Stütze durch den Zungenbeinbogen erhält. Indem ich die Postorbitalverbindung für einen sekundären Erwerb halte (vgl. 1909 p. 103--113), sehe ich in der schwachen Ausbildung des Zungenbeinbogens eine durch die Mächtigkeit des Kieferapparats und das caudale Vorragen des Quadratteils bedingte Rückbildungserscheinung und halte es für möglich, dass bei Vorfahren der Notidaniden der Kieferstiel bereits als solcher funktionierte.

[3] Einigkeit inbezug auf diese Deutung herrscht allerdings nicht unter den Forschern, da nach Hubrecht (1877 b p. 11; 1878 p. 54), Günther (1886 p. 49), Philippi (1897 p. 4), Goodrich (1909 p. 171) u. A. das Hyomandibulare der Holocephalen mit dem Schädel verschmolzen sein soll.

Dieses veranlasst mich die Bedeutung der Glieder des Hyalbogens kurz zu besprechen.

Gegenbaur schrieb 1872 (p. 183—184): „Die im Vergleiche mit den Kiemenbogen geringere Gliederung des Zungenbeinbogens ist nach meinem Dafürhalten vom Anschlusse an den Kieferbogen ableitbar, denn sie entspricht genau der Gliederung des Kieferbogens und die Notidaniden geben Belege dafür ab, dass in einem primitiven weil indifferenten Zustande des Zungenbeinbogens derselbe dem Kieferbogen angeschlossen war. Wenn dem gegliederten Zustande eines Bogens ein ungegliederter vorausging, so wird die Gliederung des Zungenbeinbogens bei jenem Anschlusse an den Kieferbogen in derselben Weise stattfinden wie jene des Kieferbogens. Daraus folgt zugleich, dass die Gliederung der Kiemenbogen, die jederseits vier Stücke lieferte, in anderer Weise als die des Zungenbeinbogens erfolgt sein muss, denn für diese fehlt ein mangelnder Anschluss [1] an den Kieferbogen und damit die Bedingung einer mit letzterem gleichartigen Sonderung."

Auch Dohrn (1885 p. 13–14) sieht auf Grund anderer Argumente in dem Hyomandibulare das seriale Homologon eines Epibranchiale + Pharyngobranchiale (Basale).

K. Fürbringer (1903 p. 395, t. XVIII, f. 26 *x*) und Braus (1906 p. 554, f. 1 *HH*) haben bei *Heptanchus cinereus* Hypobranchialia des Hyalbogens (Hypohyalia) nachgewiesen [2]. Nachdem nun bei 3 anderen Haien Rudimente der Pharyngohyalia gefunden wurden, dürfen wir wohl mit grosser Wahrscheinlichkeit annehmen, dass der Hyalbogen der Selachier einst eine Gliederung besass, die mit derjenigen der typischen Kiemenbogen übereinstimmte. Diese Gliederung ist zweifellos älter als der Anschluss des Zungenbeinbogens an den Mandibularbogen. Der Nachbarschaft des letzteren Bogens wird es jedoch zuzuschreiben sein, dass am Hyalbogen die zwei mittleren Glieder allein sich mächtig entfalteten, während das dorsalste und das ventralste Glied verkümmerten und in der Regel gänzlich verschwanden.

Das Branchialskelett (F. 11, 12) ist sehr kräftig gebaut. Die Pharyngobranchialia (*pbr 1—3*) des 1. bis 3. Bogens stellen annähernd dreieckige Platten dar, die mit ihren caudalen Fortsätzen je das obere Ende des folgenden Epibranchiale decken. Der entsprechende Knorpel des 4. Bogens ist mit dem Epibranchiale des 3. Bogens innig verwachsen (*pbr 4 + ebr 5*) und von allen Pharyngobranchialia am kräftigsten

[1] Offenbar Schreibfehler für „fehlt ein Anschluss".

[2] An die von Jaekel bei *Pleuracanthus* gefundenen paarigen Knorpel, die er als Hypohyalia + $^1/_2$ Copula deutet (citiert nach Gaupp 1905 p. 874, da mir im Original z. Zt. nicht zugänglich) sei hier nur kurz erinnert, da ihre Bedeutung umstritten ist (vgl. Koken 1889 p. 86; Reis 1903 p. 60–62).

entwickelt [1]. Die Epi- und Keratobranchialia des 1.–4. (*ebr. 1—4* u. *kbr 1–4*) Bogens bieten nichts besonders Auffallendes. Das Keratobranchiale des 5. Bogens (*kbr 5*) besitzt eine kompliziertere Gestalt und umgreift wie bei vielen anderen Haien mit einem caudalen Fortsatz den Ductus Cuvieri. Ob dieser Fortsatz, ähnlich wie es Braus (1906 p. 551—2) für einen beim Embryo von *Heptanchus* vorkommenden zeigte, einem folgenden Kiemenbogen entspricht, muss dahingestellt bleiben. Hypobranchialia finde ich am 2. bis 4. Bogen. Diejenigen des 2. Bogens schliessen medial zusammen ohne sich mit einem anderen Skeletteil zu verbinden. Die des 3. und 4. Bogens erreichen das Cardiobranchiale am mittleren Teil seines vorderen Randes. An diesen Knorpel schliesst sich ferner seitlich das Keratobranchiale V an. Das Cardiobranchiale stellt somit die einzige vorhandene Copula der Kiemenbogen dar. Es ist sechseckig-schildförmig und hinten in einen starken Fortsatz ausgezogen.

Die Lage des ersten Kiemenbogens unter der Basis cranii wurde bereits S. 8 erwähnt. Der 1. Bogen legt sich mit seinem Epibranchiale an den mediocaudal vom Hyomandibulargelenk befindlichen Höcker (F. 4 *a*) an, während das Pharyngobranchiale dieses Bogens, caudalwärts gerichtet, die Occipitalregion der Basis cranii einnimmt und medial bis unter die Wirbelsäule reicht. Ventral vom Pharyngobranchiale I liegt bereits das Epibranchiale II, doch kommt dieses nur an einem kleinen Fleck mit der Basis cranii in Berührung. Das Pharyngobranchiale II liegt gänzlich in dem Bereich der Wirbelsäule. Immerhin liegt das Epibranchiale des 1. Kiemenbogens direkt ventral vom IX-Loch, das des 2. Bogens etwas schräg ventral vom X-Loch.

Da (Gegenbaur) für die Vorfahren der Selachier eine Befestigung der Kiemenbogen am Kranium postuliert wurde, wird man sich fragen, ob sich der 1. und 2. Kiemenbogen hier in primärer Lage befinden oder sekundär in diese Lage gerieten. Soweit mir bekannt, wurde eine Befestigung des 1. Kiemenbogens am Kranium bei Selachiern

---

[1] Ganz ebenso verhalten sich diese Knorpel offenbar bei *Chiloscyllium fuscum*. Auf den von Parker & Haswell (1897 p. 138 u. 139) gegebenen Abbildungen (f. 768 u. 769) entspricht das als 5. Pharygobranchiale (*Ph. br. 5*) bezeichnete Stück dem von mir als Verwachsungsprodukt von Pharyngobranchiale 4 und Epibranchiale 5 gedeuteten Knorpel. Nach den genannten Autoren sollte (p. 140) dieses Stück ein Verwachsungsprodukt der Pharyngobranchialia 4 + 5 darstellen. Da jedoch bei pentanchen Haien nirgends ein Pharyngobranchiale 5 mit Sicherheit bekannt geworden ist, da ferner Braus (1906 p. 554) beim Embryo von *Heptanchus* die Ansicht Gegenbaur's (1872 p. 151—152) bestätigen konnte, dass der vom Pharyngobranchiale des vorletzten Bogens dem Epibranchiale des letzten Bogens entgegengesandte Fortsatz kein Rudiment eines dem letzten Bogen angehörigen Basale darstellt, so halte ich die Ansicht der australischen Forscher für unbegründet. Sicher unrichtig ist es ferner, wenn diese Verfasser in f. 768 das ventrale Stück des letzten Bogens als Epibranchiale 5 (*ep. br. 5*) bezeichnen (f. 769 ist es richtig als Keratobranchiale 5, *cer. br. 5*, bezeichnet).

bisher nur bei Rochen (*Trygon, Hypnos, Trygonorhina*) gefunden, wo sie sich als nicht ursprünglich erwies (Gegenbaur; Haswell 1885 p. 104, 109). Der Umstand, dass es bei *Stegostoma* die oberen Enden der Epibranchialia sind, die das Kranium erreichen, nicht aber die Spitzen der Pharyngobranchialia, die nach der landläufigen Anschauung die Enden der Bogen darstellen sollen, könnte als Wahrscheinlichkeitsgrund dafür angeführt werden, dass die in Rede stehende Befestigung am Kranium keine ursprüngliche ist. Grösseren Wert möchte ich diesem Argument nicht beilegen, da die Natur der stets

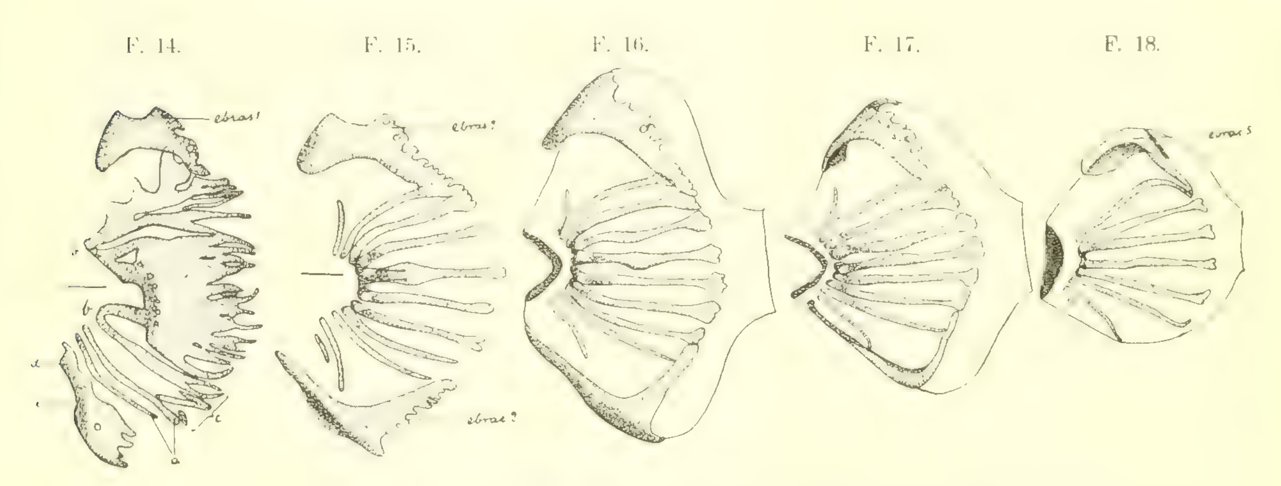


Fig. 14—18. *St. t.* c. ²/₃. Radien und Extrabranchialia des Hyalbogens und des 1.—4. Kiemenbogens. An Fig. 14—16 sind die normal caudal- und medialwärts umgebogenen Ränder der Extrabranchialia der Übersichtlichkeit halber ausgebreitet. *a* — *e* vgl. Text. An F. 14 und F. 15 deutet der horizontale Strich in der Mitte die Grenze zwischen Hyomandibulare und Hyale bez. zwischen Epi- und Keratobranchiale an. In F. 16—18 sind die Umrisse der Kiementaschen eingezeichnet.

caudalwärts gerichteten Pharyngobranchialia im Grunde wenig klargestellt ist. Weit wichtiger erscheint ein Vergleich mit den übrigen Haien. Bei der hohen und speziellen Differenzierung, die *Stegostoma* aufweist, darf diese Lage des Kiemenapparats zweifelsohne nicht als ursprünglich gelten. Der letztere wird vielmehr in dem Masse, als der Mandibularapparat rostralwärts wanderte, ihm nachgerückt sein

Radien des Hyalbogens und der Kiemenbogen. Wie Fig. 14 zeigt, sind die Radien des Hyalbogens in hohem Grade modifiziert, indem sie, besonders distal vom Gelenk zwischen Hyomandibulare und Hyale eine grosse Platte bilden. Im ventralen Teil finden sich noch ein Paar freie Radien (*a*). Im Übrigen lassen sich alle jene Verwachsungs- und Rückbildungserscheinungen erkennen, die K. Fürbringer (1903 p. 419—425) in vortrefflicher Weise bei zahlreichen Haien geschildert hat: V-förmige Konkreszenz der Basen zweier Strahlen (*b*), Reduktion von dazwischen liegenden Strahlen

(*c*, entsprechend *x* t. XVIII f. 35 bei K. Fürbringer); Verwaschung der mittleren Strahlenteile zu einer ausgedehnten Platte ähnlich wie bei *Heterodontus* (Gegenbaur 1872 p. 180; K. Fürbringer f. 34), besonders aber übereinstimmend mit der Schilderung, die Haswell (1885 p. 95) von dem Verhalten bei *Crossorhinus* giebt, ferner Arcadenbildung und dadurch entstehende Löcher. Mit Ausnahme vielleicht von *Crossorhinus*, von dem noch keine Abbildung vorliegt, ist eine so weit gehende Verwachsung der Hyalbogenstrahlen bisher bei keinem Hai bekannt geworden. Anklänge an *Odontaspis* (K. Fürbringer t. XVIII f. 35) und *Heterodontus* sind nicht zu verkennen. Etwas unsicher bin ich, ob der Knorpel *d* nur als Verwachsungsprodukt von gewöhnlichen Radien zu deuten ist oder ob mit demselben auch das untere Extrabranchiale verschmolzen ist. Eine scharfe Einkerbung am ventralen Rand (bei *e*; in der Figur nur wenig sichtbar, da die Platte hier winkelig einwärts gebogen ist) lässt vermuten, dass letzteres der Fall ist.

Das obere Extrabranchiale ist sehr kräftig ausgebildet und zeigt ein paar Einkerbungen und ein Loch.

Weit geringer sind die Verwachsungen der Radien an den folgenden Bogen. Stets sind die einzelnen Knorpel deutlich individualisiert. Nur am 1. Kiemenbogen fand ich an der Basis eine V-förmige Verwachsung zweier Strahlen. Bemerkenswert sind die an den meisten Radien am distalen Ende auftretenden Verbreiterungen. Letztere zeigen oft am Ende Einkerbungen und kurze, lappige Fortsätze. Diese machen den Eindruck sekundärer Bildungen, die nicht auf Verwachsung ursprünglich freier Strahlen zurückzuführen wären. In dieser Auffassung werde ich bestärkt durch die Konfiguration des distalen Randes der Extrabranchialia des 1.—3. Kiemenbogens. Es finden sich nämlich an demselben teils Lochbildungen, teils unregelmässige Ein- und Ausbuchtungen. Noch komplizierter wird das Bild dadurch, dass Verwachsungen der distalen Platten der Radien mit den dorsalen Extrabranchialia vorkommen (1. u. 3. Kiemenbogen). Bei Betrachtung des 1. Kiemenbogens (F. 15) könnte man geneigt sein, analog den Ausführungen von K. Fürbringer, anzunehmen, dass die Vorsprünge an dem dorsalen Extrabranchiale die Spitzen von Radien repräsentieren, deren basale Teile, da sie für die Stützfunktion entbehrlich wurden, sich rückgebildet hätten. Der dorsalste in der Figur vorhandene Radius würde dann ein Rest eines solchen reduzierten Knorpelstrahls sein, während die übrigen gänzlich verschwanden. Der 2. Radius am 2. Kiemenbogen (F. 16) zeigt jedoch ein Verhalten, das zur Vorsicht mahnt. An seinem medial vom Extrabranchiale gelegenen Ende weist dieser Strahl eine schwache Dreiteilung auf. Die direkt distal von diesem Knorpelstrahl befindliche Lappung des äusseren Kiemenbogens stammt also nicht von ihm her, sondern ist an dem ventralen Fortsatz des Extrabranchiale selbständig entstanden.

Würde hier statt der engen Nachbarschaft eine Verwachsung eingetreten sein, wie am 1. und 3. Bogen, so würde wie dort der Anschein erweckt werden, dass die Lappung des distalen Randes, von derjenigen des Radius herrührt. Auch der 3. Strahl des 2. Kiemenbogens zeigt distal, wo er das Extrabranchiale berührt, eine Reduktion. Ähnliche Rückbildungserscheinungen finden sich in der Nachbarschaft der ventralen Extrabranchialia. Diese Umstände bestimmen mich, in den Fortsatzbildungen und Einkerbungen am äusseren Rand der Extrabranchialia keine Abkömmlige von Knorpelstrahlen zu erblicken. Konnten aber an den äusseren Kiemenbogen unabhängig von Radien Fortsätze entstehen, so steht der Annahme analoger Differenzierungen an den Enden der Radien nichts im Wege.

Dem 4. Bogen (F. 18) fehlt das ventrale Extrabranchiale.

Die sehr starke Entfaltung der Extrabranchialia wie auch die distale Verbreiterung der Radien stehen offenbar in Konnex mit den relativ engen Ein- und Ausführöffnungen der Kiementaschen (die Umrisse sind in F. 16 bis 18 angedeutet) indem die letzteren durch die reichlichen Knorpel so weit offen gehalten werden, dass das Atemwasser auch in die dorsalen und ventralen Blindsäcke strömen kann. Die distale Ausdehnung der Kiemen entspricht genau derjenigen der Extrabranchialia und der Radien. Auf diesen Punkt, speziell auf die Verwachsung der Radien des Hyalbogens komme ich unten in der zusammenfassenden Erörterung über die Holocephalen noch einmal zurück.

C. Muskulatur.

Augenmuskeln. Wie der Supraorbitale Knorpel eine gewissermassen an *Sphyrna* erinnernde Entfaltung aufweist (vgl. S. 8), so auch die vier Mm. recti oculi, indem sie am Ursprung mit einander verwachsen und hier grossenteils sehnig sind (vgl. F. 19 und 20). Am meisten ist der M. rectus externus (*re*) sehnig umgebildet, am wenigsten der Rectus inferior (*ri*). Der Ursprung der vereinigten Mm. recti geschieht dicht caudal vom Ursprung des knorpeligen Augenträgers (*atr*). Die Insertion bietet nichts vom gewöhnlichen Verhalten abweichendes. Bemerkenswert sind zwei

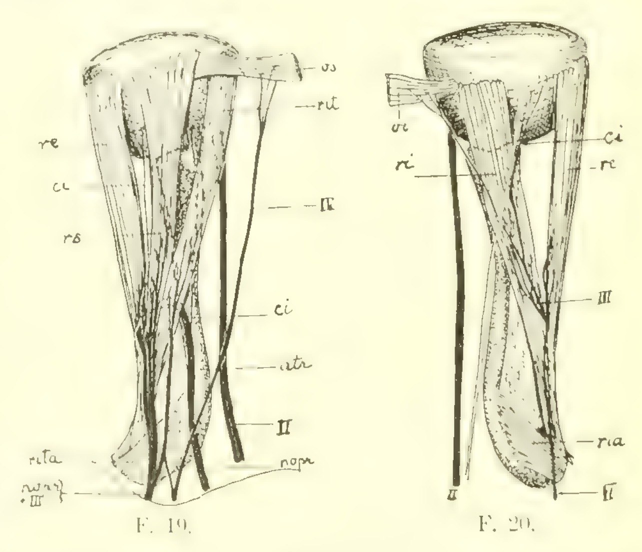


Fig. 19. *St. t.* c. 3/2. Muskeln und Nerven des linken Auges von der Dorsalseite gesehen. *rita* dem M. rectus internus entstammender Muskel.

Fig. 20. Ditto von der Ventralseite gesehen. *ria* dem M. rectus inferior entstammender Muskel.

Taf. XXXVII.

kleine Muskeln (*rita* und *ria*) die beide am Kranium entspringen und zwar der eine dorsal von dem Ursprung der Mm. recti, der zweite ventral von demselben. Beide ziehen rostrolateralwärts zum gebogenen Teil des Augenträgers, an dem sie inserieren. Es gelang mir nicht ihre Innervation festzustellen, doch entsprechen sie offenbar den von mir bei *Chiloscyllium punctatum* (1909 p. 155 Anm. 2, T. III, F. 25 *Ria, Rita*) gefundenen Abspaltungen der Mm. rectus internus und rectus inferior, für die ich bei dieser Art auch die Innervation durch den N. III, sowie einen direkten Zusammenhang mit den erwähnten Muskeln feststellen konnte.

Die beiden Mm. obliqui (*os* und *oi*) entspringen an dem praeorbitalen Ast des Proc. supraorbitalis, der Obl. superior etwas weiter distal und ventral als der Obl. inferior (vgl. auch F. 21 und 22), sodass eine schwache Kreuzung der beiden Muskeln zu Stande kommt.

Die Innervation der Mm. recti und obliqui bietet nichts auffallendes. Im übrigen sei folgendes erwähnt. Vom N. IV geht ein Ast zu dem für den M. rectus internus bestimmten Zweig des N. III. — Der N. III ist in seinem proximalen Teil dem N. opthalmicus profundus[1] dicht angeschlossen. Letzterer ist bei der weiten Entfernung des Auges vom Boden der Orbita in eine lange U-förmige Schlinge ausgedehnt worden (F. 19). Er giebt 2 Ciliaräste (*ci*) ab. Am Ocumolotorius sah ich ebenfalls einen Ciliarast entspringen (F. 20 *ci*). Derselbe war zum grossen Teil einer zum Auge ziehenden Arterie angeschlossen.

Motorisches Gebiet des N. V_3. Der M. spiracularis stellt einen breiten platten Muskel dar, der den Spritzlochkanal halb umfasst. Die proximalsten (innersten) Fasern entspringen am Kranium ventral vom Levator palatoquadrati, einige folgende dorsal an der Wand des Kanals, die distalsten (äussersten) an der ventralen Fläche des Proc. postorbitalis, ein Paar randständige Fasern schliesslich an der Oberfläche des C_2 dv. Die Insertion erfolgt teils (proximal) an der inneren Fläche des Palatoquadratum, teils (in der Mitte) schlingen sich die Fasern um den Kanal um sich an dessen mediocaudaler Seite zu befestigen (ein paar Fasern erreichen das Hyomandibulare), teils inserieren sie an dem den C_2d bedeckenden Bindegewebe (vgl. F. 22). Den distalen Rand des Muskels begrenzt der orbitale (Garman 1888) Schleimkanal[2].

Der M. levator palatoquadrati ist in zwei selbständige Tochtermuskeln zerfallen.

---

[1] Die Hauptmasse der Fasern dieses Nerven zieht zum Cirrus.

[1] Bemerkenswert ist die sehr tiefe Lage der Spitzlochkieme, welche wahrscheinlich so zu Stande kam, dass bei der Breitenzunahme des Kopfes der lateral von der Kieme gelegene Teil des Kanals an Länge zunahm.

Der M. l. p. externus ist ein sehr kräftiger, gegen die Insertion verschmälerter Muskel. Er entspringt (vgl. F. 21 *mlp*°, F. 22 *lpq*°, F. 23 *mlpq*), grösstenteils vom Levator hymandibularis bedeckt, an der Labyrintregion des Schädels an der Ventralseite der lateralen Crista (F. 22 *crl*), mit ein paar Fasern auf die Oberfläche der dorsalen spinalen Muskulatur übergreifend. Einige Fasern kommen ferner vom caudalen Rand der Ventralseite des Proc. supraorbitalis. Die Insertion ist teils sehnig (dorsal, wo die Augenmuskeln über sie hinwegtreten, vgl. F. 22 *lpq*ⁱ) und erfolgt an der Medialseite der höchsten Erhebung des Palatoquadratum.

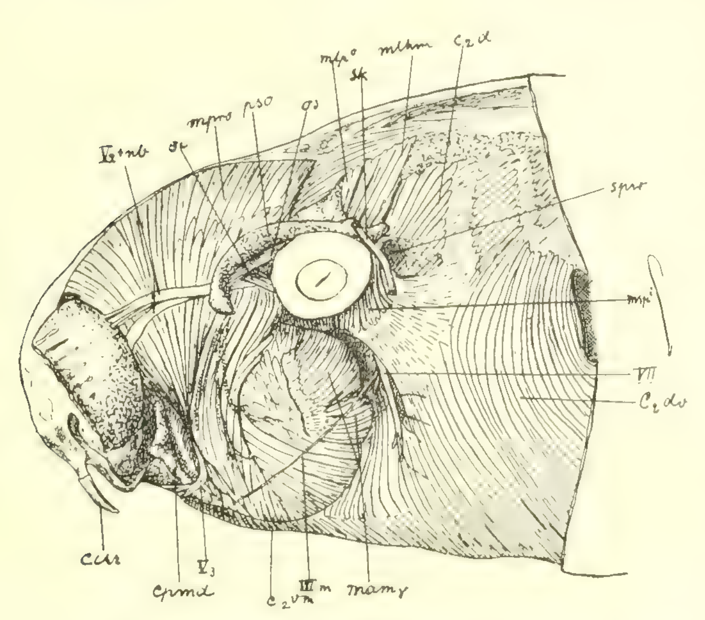


Fig. 21. *St. t.* c. $^4/_5$. Oberflächliche Muskeln am vorderen Teil des Kopfes. Die Labialknorpel sind etwas rostralwärts gezogen. *sk* Schleimkanal.

Nach Entfernung des vorigen Muskels kommt der M. lev. pal. internus zum Vorschein. Es ist ein kurzer, kräftiger Muskel, der rostroventral vom M. lev. pal. ext. an der Schädelwand entspringt und schräg rostroventral- und lateralwärts zur Innenseite des Palatoquadratum zieht, wo er in der S. 10 erwähnten Grube (F. 9 *mlpi*ⁱ) kurzsehnig inseriert.

Mächtig entfaltet sowohl was Länge und Breite wie Dicke betrifft, ist der M. praeorbitalis (vgl. F. 21, 22 *mpro*), Der Ursprung umfasst einen grossen Teil der dorsalen Fläche des Kraniums und reicht bis zur Mittellinie (F. 23 *mpro*°), wo die beiderseitigen Muskeln aneinanderstossen und nur durch ein den Randfasern als Ursprung dienendes bindegewebiges Septum getrennt sind. Das Ursprungsfeld ist vorn, an der Basis der Nasenkapsel, schmal, gänzlich

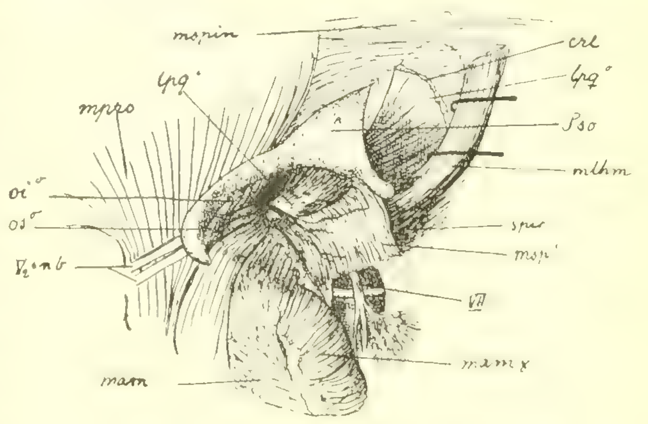


Fig. 22. *St. t.* c. $^1/_1$. Orbita und Umgebung nach Entfernung des Augenträgers, der Augenmuskeln und -Nerven. Der M. levator hyomandibularis (*mlhm*) ist am Ursprung (vgl. die gestrichelte Linie) abgetrennt und caudalwärts gezogen. Schräg von aussen und oben gesehen.

dorsomedial vom N. ophthalmicus superficialis gelegen; caudalwärts verbreitert es sich stark und greift auf die dorsale spinale Muskulatur dorsal von der Parietalgrube über, ferner auf den vorderen Teil des Proc. supraorbitalis (dorsal stark, ventral nur wenig). Auch an der oberflächlichen Fascie des Muskels entspringen Fasern. Ventralwärts verschmälert sich der Muskel bedeutend und wird im Inneren sowie an der Medialseite grösstenteils sehnig. Oberflächlich verbreitert sich ein kleines fleischiges Bündel vom Mundwinkel gegen den unteren Rand des Unterkiefers ein wenig und bietet dadurch Anklänge an den ventralen Bauch des M. praeorbitalis nicht nur bei *Chiloscyllium*, sondern auch bei *Somniosus*, *Scymnorhinus* und *Centrina* (vgl. Luther 1909 p. 44). In der Tiefe ist die Endsehne des Muskels innig mit dem Adductor mandibulae verwachsen, indem Fasern des letzteren an ihr inserieren. — Die Innervierung geschieht durch einen sehr kräftigen Ast, der sehr bald nach dem Austritt des V_3 rostralwärts abzweigt. Weiter distal erhält der M. noch ein paar dünne Ästchen.

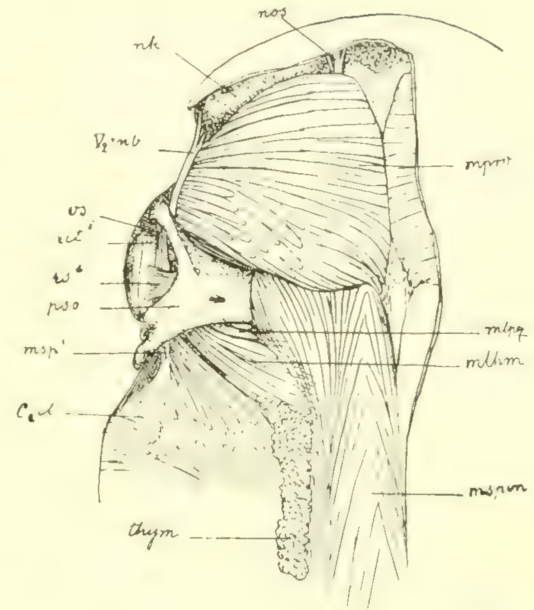


Fig. 23. *St. t.* c. $^4/_5$. Muskeln des Kopfes von den Dorsalseite.

Der oberflächliche Faserverlauf des Adductor mandibulae geht aus Fig. 21 und 24 *mam* hervor. Eine Portion mit relativ langen Fasern entspringt am abdentalen Rand des Palatoquadratum und an der oberflächlichen Fascie des articular angrenzenden Teils des Muskels und inseriert am Mandibulare, direkt oder durch Vermittelung der Sehne des M. praeorbitalis. Die erwähnte, articular angrenzende Portion ist von einer aponeurotischen Hülle umgeben, an welcher die Fasern grösstenteils entspringen. Ihr

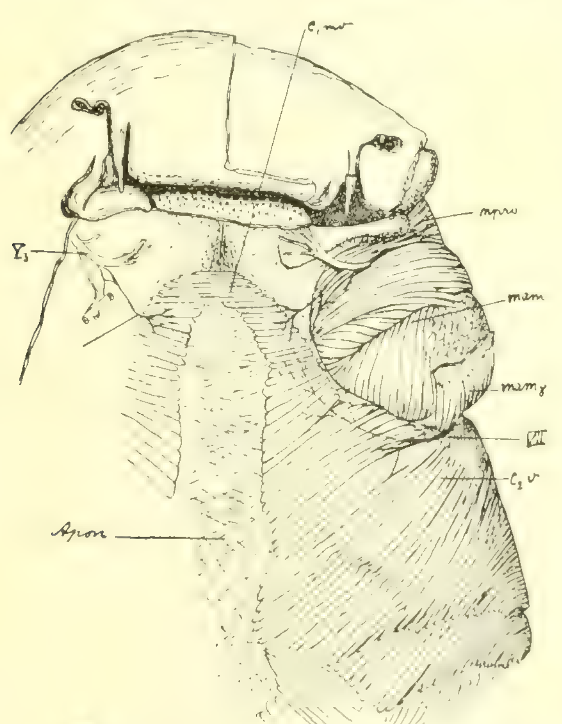


Fig. 24. *St. t.* c. $^4/_5$. Muskeln der Kiefer- und Hyalbogen von der Ventralseite.

Verlauf ist hauptsächlich articular- und caudalwärts gerichtet. Am articularen Rand schliesslich entspringen Fasern, die rostral in eine oberflächliche, dem Muskel nur lose aufliegende Aponeurose übergehend, den Add. γ (*mam* γ) repräsentieren. Ein kleines Bündel schliesslich entspringt am Ligamentum hyomandibulo-mandibulare, mit einigen Fasern sogar sehnig am Hyomandibulare selbst [1].

Nur eine ganz kurze Strecke (c. 4 mm) des M. intermandibularis (F. 24 C_1mv) ist vorn ungeteilt. Caudalwärts treten die beiderseitigen Muskeln weit auseinander und entspringen medial an der Fascie des M. coracomandibularis. Eine Grenze gegen den C_2v ist nicht vorhanden.

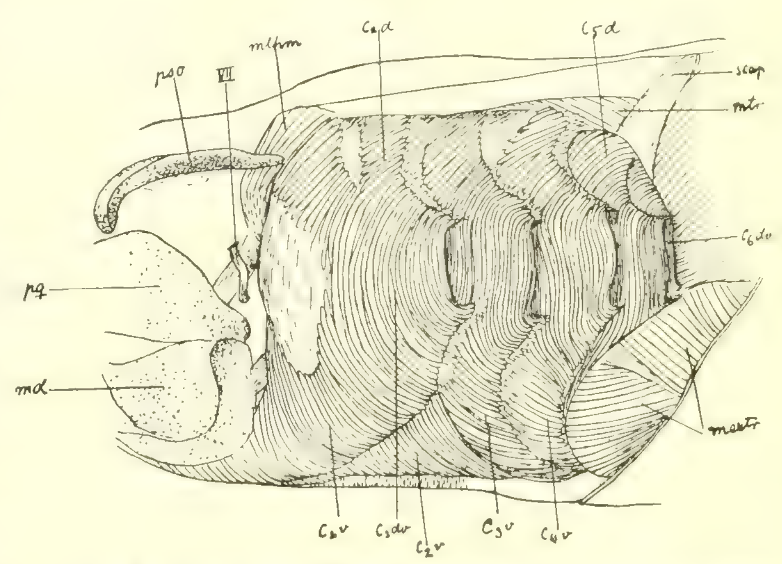


Fig. 25. *St. t.* c. $^4/_5$. Oberflächliche Muskeln des Hyalbogens und der Kiemenbogen. Die von N. V versorgten Mm. entfernt. *mtr* Trapezius; *scap* Scapula; *mextr* Muskulatur des vorderen Extremität.

Motorisches Gebiet des N. VII. Der M. levator hyomandibularis (Tiesing 1896; M. hyomandibularis superior Sagemehl 1885; C_2hmd Ruge 1897; vgl. F. 21, 22, 23, 25 *mlhm*) ist ein ähnlich wie bei *Chiloscyllium* (Sagemehl 1885 p. 99; Luther 1909 t. III f. 24, 25 C_2*hmd*) scharf differenzierter Muskel, der nur in der Tiefe durch einige Fasern mit dem übrigen C_2 zusammenhängt. Er entspringt dorsal an der spinalen Muskulatur (F. 23), ferner an der Kante der lateralen Crista (*crl*), die zwischen der spinalen Muskulatur und dem Ursprung der Lev. palatoquadrati externus frei bleibt. Gegen die Insertion, die stark sehnig ist, verschmälert sich der Muskel. Er inseriert an einem dorsalen Vorsprung des distalen Endes des Hyomandibulare.

Der übrige C_2 bildet eine breite Platte, die sich von der dorsalen spinalen Muskulatur bis zur Ventralseite erstreckt. Diese Anordnung wird jedoch dadurch etwas

[1] Dieses auch bei *Chiloscyllium* (vgl. Luther 1909 t. III f. 24 *Amh°*) vorhandene Bündel erinnert an den von Sagemehl 1885 p. 99 (vgl. auch Luther l. c. f. 26 C_2 *hmmd*) als M. hyomandibulo-maxillaris bezeichneten Muskel von *Heterodontus*, ist aber nicht mit ihm identisch, da letzterer vom N. VII versorgt werden soll.

gestört, dass die Muskelfasern über dem Extrabranchiale in eine Aponeurose umgewandelt wurden und sich an diesem Knorpel befestigen. In ähnlicher Weise ist der Muskel über der grossen Radienplatte des Hyale (vgl. F. 25) degeneriert.

Der Ursprung des C_2d geschieht teils an der Fascie der dorsalen spinalen Muskulatur, teils an der lateralen Fläche des dorsalen Extrabranchiale des 1. Kiemenbogens und an dem den C_3 deckenden Bindegewebe. Der C_2v verhält sich ähnlich, indem er sich ventral von der ersten Kiemenspalte am ventralen Extrabranchiale des 1. Kiemenbogens befestigt. Die Anordnung der weiter ventral gelegenen, z. T. an Hyale und Mandibulare entspringenden oberflächlichen Portion geht aus F. 24 hervor. Ein tiefes Bündel zieht vom lateroventralen Höcker des Hyale schräg rostromedialwärts zur Oberfläche des M. coracomandibularis.

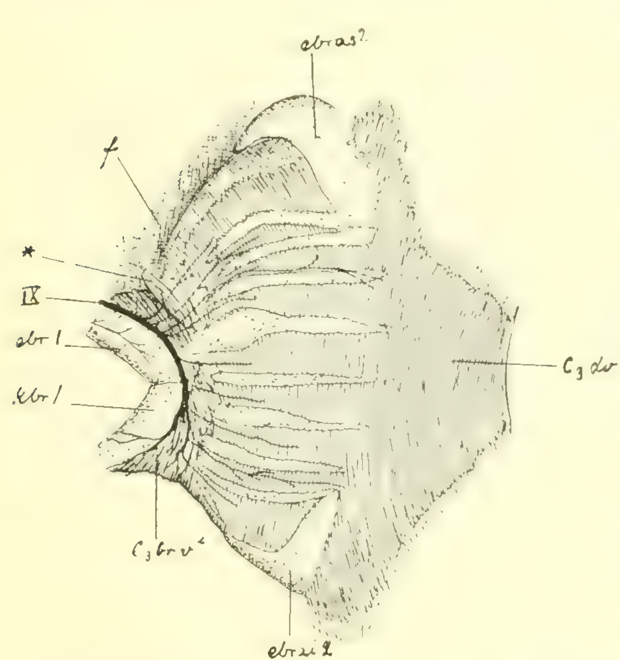


Fig. 26. *St. t.* c. $^4/_5$. Muskulatur des 1. Kiemenbogens. *f* Fascie der spinalen Muskulatur; * an dieser entspringendes Bündel des Constrictor; C_3 *brv*ⁱ Insertion des am Pericard entspringenden Constrictorbündels.

Motorisches Gebiet der Nn. IX und X. C_3 (vgl. F. 26). Der am distalen Rand einheitliche Muskel (Constrictor superficialis; C_3dv) wird proximal (M. interbranchialis) in mehrere Streifen geteilt, indem er durch jeden Radius wie auch durch die beiden Extrabranchialia unterbrochen wird. Die so entstandenen Muskelstreifen befestigen sich an den betreffenden Knorpeln. Am dorsalen Rand der Kiementasche, wie auch proximal in der Mitte des Bogens ist der Muskel durch Aponeurosen ersetzt. Der Ursprung des Constrictor superficialis (C_3dv) geschieht dorsal und ventral an der Oberfläche des folgenden Constrictors bez. der ihn unterbrechenden Extrabranchialia. Das Verhalten des M. interbranchialis in seinem distalen Teil geht aus F. 26 hervor. Im proximalen Teil ist die Faserrichtung dorsal wie ventral eine schrägere als am übrigen Muskel und hier treten längere Ursprungszipfel auf, die besonders erwähnt werden müssen.

Ein kleiner wohldifferenzierter Zipfel (*) entspringt an der Fascie der dorsalen spinalen Muskulatur.

Die dorsalsten Fasern entspringen am lateralen Rand des Pharyngobranchiale 1, sowie in geringer Anzahl am obersten Teil des Epibranchiale 2. Diese Ursprungsportion

welche durchaus einheitlich ist und ganz ohne Grenze in den benachbarten Teil des M. intermandibularis übergeht, entspricht offenbar den Mm. arcuales dorsales (M. FÜRBRINGER 1896 p. 134; M. interarcuales II und III VETTER 1874) anderer Haie[1]. Die Auffassung, dass die Mm. arcuales dorsales der Haie ursprünglich Teile eines einheitlichen Constrictors waren (VETTER 1874 p. 443—444; M. FÜRBRINGER 1896 p. 134—135) gewinnt dadurch eine fernere Stütze.

Am proximalen Ende des ventralen Extrabranchiale zieht ein starker Zipfel des Muskels dorsal vom M. coracohyoideus schräg mediocaudalwärts um sich an der Oberfläche des aponeurotisch verstärkten Pericards zu befestigen (F. 27 *C_3brv*).

Die Innervation geschieht durch Äste des R. posttrematicus N. IX. Der oberste Ast zieht zu dem den Mm. arcuales dorsales entsprechenden Ursprungszipfel, ihm folgen zahlreiche andere Äste, von denen zwischen je 2 Radien meist einer distalwärts zieht (vgl. F. 26), die letzten Äste treten in die am Pericard entspringenden Zipfel. (Der R. praetrematicus des 1. Vagusastes durchbohrt den M. arcualis dorsalis).

Fig. 27. *St. t* c. 1/1 Ventralansicht der Kiemenregion nach Entfernung der Gruppe der Mm. coracoarcuales (nur ein dorsal vom vordersten Ast des Truncus arteriosus (*abr*) befindliches Bündel des M. coracohyoideus ist erhalten). *C_3brv* — *C_6brv* Ursprünge der ventralen Zipfel der Constrictoren an dem aponeurotisch verstärkten Pericard (*Per. apon.*); *mchi* Insertion des M. coraco-hyoideus.

In ganz entsprechender Weise verhalten sich, abgesehen von den geringeren Dimensionen, die zum Gebiet des N. X gehörenden Constrictoren der folgenden drei Kiemenbogen (C_4 — C_6). Einen dem Bündel * entsprechenden Zipfel fand ich jedoch nur noch an dem C_4. Er war hier sehr schwach ausgebildet.

Die Adductores arcuum visceralium sind gut ausgebildet.

[1] Einheitliche Mm. arcuales dorsales sind nach SAGEMEHL (1885 p. 101) besitzt auch *Heterodontus*: „Bei *Cestracion* ist an der Stelle der beiden unteren Zacken eine einzige vorhanden, welche vom Pharyngobranchiale des 1. bis 3. Kiemenbogens entspringt und sich an das Epibranchiale desselben Bogens inseriert."

Der M. trapezius ist schwach, vorn sehr dünn und zum Teil zu einer Aponeurose reduziert. Er entspringt an der Fascie der epaxonischen spinalen Muskeln in der Region des 2.—5. Kiemenbogens und zieht mit schräg caudo-lateralwärts gerichteten Fasern teils zum dorsalen Rand des letzten Kiemenbogens, teils zur vorderen Fläche der Scapula *(scap)*.

D. Nahrung.

Da die Kenntnis der Nahrung für ein Verständnis des Baues des Kopfes von grösster Bedeutung ist, stelle ich hier zusammen, was mir in dieser Beziehung über *Stegostoma* bekannt geworden ist (vgl. auch Luther 1909 p. 113) [1].

Day (1878—88 p. 725) sagt: „The favourite food of this fish is Molluscs and Crustacea". Genauer sind die Angaben von Waite (1899), der den Mageninhalt eines Exemplars untersuchte. Er schreibt (p. 134) „The stomach was crowded with a Mollusc, wich Mr. C. Hedley recognises as a *Natica*. No trace of the shell was to be seen, but in every case the operculum was present. An examination of the contents of the intestines showed that the operculum is dissolved in its passage and not ejected from the mouth. — The *Natica* is found on muddy and sandy flats, and the shark passing over such banks must pick up the mollusc by thousands. It evidently crushes the shell, sucks the animal and swallows it with the operculum attached. Neither the stomach nor intestines contained any food wathewer beyond this particular Gasteropod."

Auch bei dem von mir untersuchten Exemplar bestand der Mageninhalt nur aus Resten von Gasteropoden. In fernerer Übereinstimmung mit Waite fehlten auch hier stets die Schalen und nur Weichteile, hauptsächlich Stücke des Fusses nebst dem Oper-

[1] In der zitierten Arbeit konnte ich über die Nahrung von *Chiloscyllium* keine bestimmten Angaben machen. Erst später ist mir eine Mitteilung von Waite (1901 p. 30) bekannt geworden, welche sich auf *Chiloscyllium (Hemiscyllium) modestum* Günther bezieht. Ist diese Art auch nicht mit der von mir untersuchten identisch, so handelt es sich doch um eine ähnlich gebaute, verwandte Form. Im Darm frisch gefangener australischer Stücke fanden sich Krabben („crabs") und kleine Fische *(Lophonectes?)*; 1 ex. enthielt eine *Sepia*; 1 die Seeanemone *Actinozoon* und zwei Macruren (wahrscheinlich *Galathea*). Geködert wird die Art mit der Krabbe *Grapsus variegatus* Fabr. und der Ascidie *Cynthia praeputialis* Stimpson. In Gefangenschaft werden die Tiere mit Fisch-Eingeweiden gefüttert. — Die Annahme, dass die Art ihre Nahrung hauptsächlich am Meeresgrund sucht, wird hierdurch gestützt, und dieses stimmt mit meinen Erörterungen (l. c.) über die Beziehungen der Nahrung zur Form des Kopfes gut überein. In der Wahl der Nahrung ist *Chiloscyllium* offenbar weit weniger spezialisiert als *Stegostoma*; dem entspricht die einseitigere Differenzierung der Kaumuskulatur bei der letzteren.

culum sind zu finden. Ich zählte nicht weniger als 98 Opercula, die zu 9 verschiedenen Spezies gehörten, davon 31 Ex. *Natica* sp. Einige von den Fusstücken waren noch sehr gut erhalten. Sie erscheinen wie quer abgeschnitten. Von Eingeweiden waren verhältnismässig wenig Stücke vorhanden. Es ist deshalb durchaus unwahrscheinlich, dass der Fisch, wie Waite es annimmt, zuerst die Schale zermalmt und dann das Tier heraussaugt. Zum Zermalmen der festen Schalen sind auch seine kleinen spitzen Zähne ganz und gar ungeeignet. Offenbar beisst der Fisch den ausgestreckten Schnecken die aus der Schale ragenden Teile oder Stücke davon, besonders vom Fuss, ab, während er die Schale mit dem darin befindlichen Eingeweideknäuel nachlässt.

So lässt sich die Kombination von relativ schwacher Bezahnung und ausserordentlich kräftiger Entfaltung der Muskulatur verstehen [1].

Zusammenfassung und Vergleichung.

Wir haben im Vorhergehenden gesehen, dass sich die auffallendsten Merkmale an Skelett und Muskeln des Kopfes von *Stegostoma* auf die rostrale Lage des Kieferapparats und die Form des Mundes, also in letzer Linie auf die Art der Nahrung und ihrer Aufnahme, zurückführen liessen (vgl. auch Luther 1909 p. 113—114). Es empfiehlt sich nun die wichtigsten der von diesem Verhalten abhängigen Merkmale kurz zusammenzustellen.

1) Unter den Kiefermuskeln nimmt der enorm entfaltete M. praeorbitalis die erste Stelle ein und ist von grösstem Einfluss auf die Umgebung. Er bedingte im Verein mit der Mundform und der Lage der Zähne:

2) dass nicht der Quadratteil des Oberkiefers an dem sich der eigentliche Adductor mandibulae befestigt, der mächtigste ist, sondern die Pars palatina in der Gegend der Palatobasalverbindung (vgl. S. 9—10). Die letztere hat am Kranium starke Fortsätze hervorgerufen.

3) Die Ethmoidalregion wurde durch den M. praeorbitalis stark in die Länge gedehnt und umgeformt.

4) Der Ursprung des M. praeorbitalis bedingte eine dachförmige Gestalt der Schädeldecke und einen schwachen medianen Kamm an derselben.

5) Die Orbita wurde durch den in Rede stehenden Muskel caudalwärts zusammengeschoben, das Auge durch Kiefer und Muskeln aus der Orbita hinaus lateralwärts ge-

[1] Vielleicht dient der ungewöhnlich kräftig entfaltete Schwanz zu heftigen Bewegungen während des Abreissens?

drängt. Als Schutzvorrichtung des Auges und als Muskelursprung entstand dabei der lange Proc. supraorbitalis.

6) Die Levv. palatoquadrati erhielten eine schräg rostralwärts geneigte Richtung.

7) Die geringe Ausdehnung des Kieferapparats in caudaler Richtung ermöglichte ein Vorwärtsrücken der übrigen Visceralbogen. Ausser dem Hyalbogen (an dem ich Rudimente eines Pharyngohyale zu erkennen glaube (vgl. S. 12—13), befestigen sich der 1. und 2. Kiemenbogen mit den oberen Enden der Epibranchialia an der Basis cranii.

8) Die Radien des Hyalbogens sind z. T. zu einer breiten Platte verschmolzen. (Über die Bedeutung dieses Merkmals vergl. unten die allgemeinen Erörterungen über die Holocephalen).

Für die Kontrolle des hier behaupteten Abhängigkeitsverhaltens ist es nun von Interesse zu sehen, wie sich die einzelnen hier hervorgehobenen Punkte bei einer anderen Form mit ähnlicher Gestalt des Mundes und Lage der Kiefer verhalten.

Bereits früher (1909 p. 155 156) habe ich auf Ähnlichkeiten eines Orectolobiden *(Chiloscyllium)* mit den Heterodontiden hingewiesen. *Stegostoma* und *Heterodontus* stimmen insofern mit einander überein, dass sie sich hauptsächlich von am Boden lebenden Mollusken nähren, besonders *Heterodontus* daneben noch von anderen hartschaligen Bodenbewohnern. Während aber *Stegostoma* nur die Weichteile abbeisst und frisst (vgl. S. 26), sich deshalb mit schwächeren Zähnen begnügen kann, zermalmt *Heterodontus* die Schalen. Sein Gebiss ist infolge dessen mächtig entfaltet und hat die bedeutende Ausdehnung der Kiefer bedingt. Diesen Unterschied muss man bei einem Vergleich beider Formen im Auge behalten.

Die einzelnen bei *Stegostoma* erwähnten Merkmale verhalten sich bei *Heterodontus*[1] folgendermassen.

1) Der M. praeorbitalis ist sehr stark, jedoch relativ etwas schwächer als bei *Stegostoma.* Dieser Umstand dürfte damit zusammenhängen, dass

2) die grössere Ausdehnung der Kiefer (vgl. oben) dem Adductor mandibulae eine stärkere Entfaltung erlaubt. Der Quadratteil ist bedeutender entfaltet als bei *St.*, vom Palatinteil nicht geschieden. Die Gegend der Palatobasalverbindung bildet den höchsten Punkt des Oberkiefers [ich urteile nach den Figuren von Gegenbaur (1872)] doch ist die Art der Verbindung eine wesentlich andere als bei *St.*

[1] Inbezug auf *Heterodontus* muss ich mich in der Hauptsache an Literaturangaben halten, da mir während der Niederschrift dieser Arbeit kein Material dieser Art zur Verfügung stand, und meine älteren Notizen nur den Kieferapparat und seine Muskulatur betreffen.

3) Die Ethmoidalregion ist wie bei *St.* in die Länge gedehnt.

4) Da der M. praeorbitalis dorsal weniger weit medial- und caudalwärts reicht als bei *St.*, war sein umbildender Einfluss ein etwas geringerer als dort und es entstand keine Dachform der Schädeldecke.

5) Die Orbita wurde caudalwärts gedrängt, doch blieb das Auge in derselben.

6) Der Levator palatoquadrati ist sehr schwach, nicht rostralwärts geneigt.

7) Die bedeutendere Ausdehnung der Kiefer in caudaler Richtung erlaubt den weiter caudal gelegenen Visceralbogen keine stärkere Verschiebung in rostraler Richtung.

8) Die Radien des Hyalbogens sind in grosser Ausdehnung mit einander verschmolzen.

Gemeinsame Merkmale sind also in erster Linie die starke Entfaltung des M. praeorbitalis, die grösste Höhe des Oberkiefers in der Gegend der Palatobasalverbindung, die lang ausgedehnte Ethmoidalregion, die caudalwärts gedrängte Orbita, die Verschmelzung der Hyalradien. Das Vorhandensein der Nasenrinne, das für die in Rede stehenden Formen ebenfalls charakteristisch ist und von dem ich (1909 p. 153 Anm. 3) glaubte es in Beziehung zur Lage des Mundes bringen zu sollen, wird am Schluss dieser Arbeit auf seine Bedeutung hin geprüft werden)[1].

Auf grund der bedeutenden Übereinstimmungen im Bau des vom N. V versorgten Gebietes bei *Chiloscyllium* und *Heterodontus* habe ich (1909 p. 155—156) die Frage aufgeworfen, ob eine nähere Verwandtschaft zwischen den Familien *Orectolobidae* und *Heterodontidae* existiert, oder ob die Ähnlichkeit nur auf Konvergenz beruht. Diese Frage muss sich nach dem obigen Vergleich eines anderen Orectolobiden mit *H.* wiederum aufdrängen. Um zu einer Entscheidung zu gelangen, wird es notwendig sein von allen mit der ähnlichen Lebensweise zusammenhängenden gemeinsamen Charakteren abzusehen. Bei dem tief eingreifenden Einfluss der letzteren ist es allerdings nicht ganz leicht in dem hier besprochenen Gebiet (Kopf) von den in Rede stehenden Faktoren ganz unabhängige Merkmale zu finden.

Dem von *Heterodontus* abweichenden Bau der Nasenkapseln bei den *Orectolobidae* und dem Fehlen des Rostrums bei dem ersteren möchte ich vorderhand keine grössere Bedeutung zumessen[2]. Dagegen halte ich das Vorhandensein eines Ethmoidal-

---

[1] Vgl. ferner Anm. 1 S. 24.

[2] Das Fehlen des Rostrum bei *Heterodontus* und dessen schwache Ausbildung bei *Stegostoma* stehen vermutlich ebenfalls mit der Art der Nahrungsaufnahme in Zusammenhang (vgl. Luther 1909 p. 113—114). Der Rostralknorpel von *Stegostoma* macht bereits den Eindruck eines reduzierten Organs.

kanals und den getrennten Austritt der Nn. V und VII bei *Heterodontus* im Gegensatz zu den *Orectolobidae*, die des Ethmoidalkanals entbehren und eine gemeinsame Austrittsöffnung für die beiden betreffenden Nerven besitzen, für systematisch wichtig.

Diese dem Kopf entnommenen Merkmale sprechen gegen eine nähere Verwandtschaft und damit stimmt am übrigen Körper z. B. das Vorhandensein von Flossenstacheln bei *Heterodontus* überein. Ich betrachte deshalb die oben angeführten Übereinstimmungen nur als Konvergenzerscheinungen.

In dem 2. Teil dieser Arbeit soll versucht werden zu zeigen, wie bei den Holocephalen in letzter Linie die ähnliche Nahrung in vieler Beziehung zu ganz analogen Umbildungen führte, die jedoch hier einen noch höheren Grad erreichten als bei den Haien.

II. Holocephalen.

A. Skelett.

Das Kopfskelett der Holocephalen ist schon wiederholt geschildert worden und in seiner Form beim erwachsenen Tier recht gut bekannt [1]. Inbezug auf die Deutung der einzelnen Teile herrscht allerdings noch in einigen Punkten Unsicherheit. Verschiedene Auffassungen wurden besonders inbezug auf folgende zwei Punkte geäussert:

1. Ist nur das Palatoquadratum mit dem Neurocranium verschmolzen oder auch das Hyomandibulare?

2. Wie sind die in der Nasengegend gelegenen einzelnen Knorpel sowie die Lippenknorpel denjenigen der Selachier zu homologisieren?

Was die erste dieser Fragen betrifft, so ist es nach den entwickelungsgeschichtlichen Untersuchungen von SCHAUINSLAND (1903) und DEAN (1903) sehr wahrscheinlich, dass nur das Palatoquadratum mit dem Schädel verwächst, um so mehr als sich bei einzelnen erwachsenen Exemplaren von *Rhinochimaera* und *Chimaera colliei* noch eine Verwachsunglinie der beiden Knorpel erkennen liess (DEAN 1904 p. 7—8 t. I, f. 4).

Der Oberkiefer erstreckt sich hinter den Kiefergelenken noch ziemlich weit

[1] Über das Kopfskelett der rezenten Holocephalen vergl. besonders die Arbeiten von J. MÜLLER (1836); HUXLEY (1876); SOLGER (1876); HUBRECHT (1877 a und b, 1878); VETTER (1878); REIS (1895 und 1897); JAQUET (1897, 1898); K. FÜRBRINGER (1903 und 1904); GARMAN (1904); DEAN (1904); ferner die ontogenetischen Untersuchungen von SCHAUINSLAND (1903) und DEAN. Es ist mir leider nicht möglich gewesen in den hiesigen Bibliotheken die wichtigen Arbeiten von DEAN (1900, 1903, 1905, 1906) im Original zu erhalten. Auch auf buchhändlerischem Weg suchte ich vergebens dieselben zu beschaffen. Ich muss mich deshalb nur an die kurzen Referate im Zoolog. Jahresbericht halten.

caudalwärts. Ohne Zweifel hat hier eine rostralwärts gerichtete Verschiebung der Kiefergelenke stattgefunden (SCHAUINSLAND 1903 p. 7)[1].

In bezug auf die zweite Frage schliesse ich mich im allgemeinen der Auffassung HUBRECHTS (1877 b) an, ohne dieselbe jedoch in allen Punkten für völlig gesichert zu halten. Nur in betreff auf die dem Unterkiefer anliegenden Lippenknorpel muss ich eine abweichende Anschauung geltend machen.

Seit SOLGER (1876) bei *Chimaera* die paarigen Rudimente von Praemandibularknorpeln nachwies, und HUBRECHT (1877 b p. 4) angab, dass diese durch Bandmassen befestigt seien, die ihrer Form nach dem ansehnlichen Knorpel von *Callorhynchus* vergleichbar wären, ist die Homologie dieser Skelettteile als gesichert betrachtet worden[2]. Diese Auffassung ist jedoch unrichtig. Es handelt sich vielmehr um Gebilde verschiedener Natur, die beide bei *Callorhynchus* sowohl wie bei *Chimaera* ihre Homologa haben.

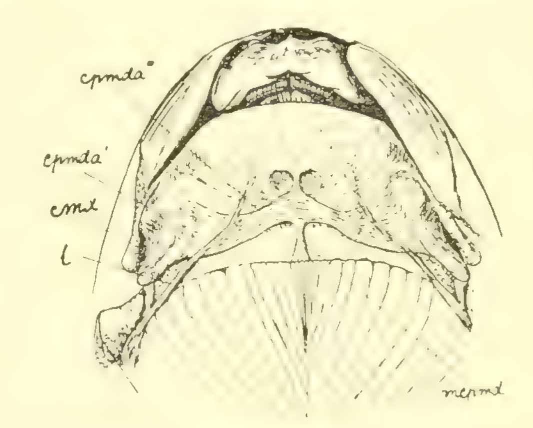


Fig. 28. *Chimaera monstrosa.* c. $^1/_1$. Ventralansicht des vorderen Teils des Kopfes nach Entfernung des Haut. *cpmda'* lateraler, *cpmda"* medialer Teil des dem accessorischen Prämandibularknorpel entsprechenden Gewebes. *mcpmd* Rudiment des M. coraco-praemandibularis. *l* Ligament. Die Lage der Prämandibularknorpel ist durch punktierte Umrisse angedeutet.

Der grössere Knorpel von *Callorhynchus* wird bei *Chimaera* durch jenen „Bandapparat" repräsentiert, den HUBRECHT (1877 b p. 4) zuerst beobachtete. Die Schilderung und Abbildung, die dieser Verfasser giebt, sind jedoch nicht ganz richtig. Vor allen Dingen ist hervorzuheben, dass die deiden Knorpel garnicht in dem „Bandapparat" eingelagert sind, sondern dass letzterer oberflächlich (ventral) über dieselben hinwegzieht, ohne an ihnen anders als durch lockeres Bindegewebe befestigt zu sein[3]. Der laterale Teil (vgl. F. 28 *cpmda'*) ist verdickt, von einigermassen dreieckiger Gestalt. Ein dorsaler Zipfel befestigt sich vorn am ventralen Rand des Maxillarknorpels (*cmx*), ein caudaler Zipfel steht mit einem Band (*l*) in Verbindung, das ventral und caudal

[1] Vgl. jedoch Anm. 3 S. 13.

[2] Vgl. in dieser Beziehung: HUBRECHT 1876 p. 57; 1877 a p. 280, VETTER 1878 p. 434 (V., der die Arbeiten HUBRECHT's noch nicht kannte, betrachet die Homologie als unsicher), M. FÜRBRINGER 1897 p. 434, GEGENBAUR 1898 p. 338, JAQUET 1898 p. 312, K. FÜRBRINGER 1903 p. 371, GARMAN 1904 p. 252.

[3] An einem Exemplar, das zuerst in Formalinlösung, dann in Spiritus gelegen hatte, waren die in Rede stehenden Gewebe viel besser erhalten und deutlicher unterscheidbar als an gewöhnlichem Spiritusmaterial.

vom Kiefergelenk gegen den Hyalbogen zieht. Rostral- und ventralwärts ist die Begrenzung keine scharfe. Diese Gewebsmasse ist ziemlich dick und besteht oberflächlich aus straffem Bindegewebe, in der Tiefe jedoch zum grossen Teil aus elastischen Fasern. Es handelt sich offenbar nicht um einen einfachen Bandapparat, sondern um ein stützendes Polster, das auch einer schwachen Hautfalte zu Grunde liegt. Von dieser Gewebsmasse zieht ventral- und medialwärts ein Zug von straffem Bindegewebe (*cpmda*"), das sich in der Mittellinie mit demjenigen der anderen Seite vereinigt. Rostralwärts sind diese Bandmassen nicht scharf begrenzt, sondern sie gehen in eine dünnere Aponeurose über, die sich bis zum vorderen Rand der Lippe fortsetzt.

Für die Deutung der fraglichen Gebilde ist das Lageverhältnis zu den N. V_3 und dem R. mandibularis des N. VII von entscheidender Bedeutung. Beide Nerven werden nämlich bei *Callorhynchus* lateral und ventral von dem grossen „Prämandibularknorpel“ bedeckt, und ganz ebenso verhalten sich jene Gebilde, die ich bei *Chimaera* dem betreffenden Knorpel homologisierte. Der Praemandibularknorpel der Selachier liegt stets medial von den für den Kieferrand bestimmten Trigeminuszweigen, der grosse „Prämandibularknorpel“ der Holocephalen dagegen lateral von ihnen. Ich schliesse hieraus auf eine Nicht-Homologie beider Gebilde. Der unpaare Knorpel von Callorhynchus stellt also einen den Selachiern fehlenden Skeletteil dar.

Schauinsland (1903 p. 9) beobachtete, dass der grosse ventrale Lippenknorpel von *Callorhynchus* sehr spät in der Entwickelung auftritt, und zeichnet ihn (t. XVIII, f. 128 l_3) paarig. Ebenso fand ihn Garman (1904 p. 252 und t. 11) bei jungen Tieren paarig „and in very young ones of *Callorhynchus callorhynchus* there appears to be an additional pair of slender bars of cartilage, crossing immediately in front of the large ones“. Der Knorpel würde also durch Verschmelzung mehrerer ursprünglich getrennter Stücke entstehen. In diesem Zusammenhang sei erwähnt, dass ich bei dem von mir untersuchten Exemplar in dem sehr festen Bindegewebe der Lippe teils dorsal vom vorderen Teil des Knorpels, teils vor dessen vorderem Rand einen sehr dünnen Knorpelstab sowie mehrere fast mikroskopisch kleine Knorpelkörnchen finde. Diese Stückchen stellen aller Wahrscheinlichkeit nach einen cänogenetischen Erwerb dar, der speziellen mechanischen Bedürfnissen entsprang. Als ebensolche Anpassung ist vermutlich auch der grosse Knorpel zu deuten, der die Unterlippe gleichsam als eine Schaufel erscheinen lässt. Der Ausspruch Garmans (l. c.): „The excessive development of the chin cartilages. . . . is no doubt connected with fedting habits wich necessitate grubbing or picking food off the rocks or ou tof the sands“ dürfte zweifelsohne in der Hauptsache richtig sein.

In diesem speziellen Falle können wir also vielleicht mit J. Müller (1836 p. 203) von einem Labialknorpel sprechen, der nicht „zum allgemeinen Plan“

der Wirbeltiere gehört. Ich werde den Knorpel im Folgenden als accessorischen Prämandibularknorpel bezeichnen.

Es ist höchst wahrscheinlich, dass er auch bei den Vorfahren von *Chimaera* einst in guter Ausbildung bestand, aber rückgebildet wurde, denn die dort vorhandenen Homologa dürften sich schwerlich in umgekehrter Weise deuten lassen. Eine Stütze für diese Auffassung finde ich in dem Umstand, dass bei *Chimaera* an den vordersten medialsten Fasern des M. coraco-mandibularis eine dünne Sehne (*mcpmd*) entspringt, die sich mit dem quer verlaufenden, dem mittleren Teil des accessorischen Knorpels homologen Band (*cpmda'*) vereinigt[1]. Es kann meiner Ansicht nach kaum zweifelhaft sein, dass dieser vom M. coraco-mandibularis ausgehende Zipfel einen Rest des von M. Fürbringer (1897 p. 432, 434, t. 4, f. 3 *cpm*) bei *Callorhynchus* beschriebenen, bei *Chimaera* aber vermissten M. coraco-praemandibularis darstellt.

Die paarigen Prämandibularknorpel von *Chimaera* finden bei *Callorhynchus* ihre Homologa in zwei bisher unbeachtet gebliebenen kleinen Knorpeln, die in dickes Bindegewebe eingebettet, rechts und links zwischen dem unpaaren Knorpel und dem Unterkiefer liegen, und zwar medial von der Muskulatur des ersteren (F. 31 *cqmd*). Die Knorpel erscheinen zwar im Vergleich zu *Chimaera* etwas lateralwärts verschoben, doch dürfte diesem Umstand kein grosses Gewicht beizulegen sein, da die fraglichen Skeletteile der offenbar sehr beweglichen Unterlippe angeschlossen sind und mit dieser bewegt werden müssen.

Im Verhalten zu dem R. mandibularis des N. VII und zu dem V_3 stimmen die Knorpel von *Chimaera* mit denjenigen der Selachier insofern überein, als distale Äste dieser Nerven oberflächlich (ventral) über sie hinwegtreten. Die Hauptverzweigungen befinden sich allerdings neben diesen kleinen Knorpeln.

Ich halte deshalb die Homologie dieser Knorpel mit den Prämandibularknorpeln der Selachier für sichergestellt[2].

---

[1] Ich konstatierte dieses Verhalten bei vier verschiedenen Exemplaren, es handelt sich also wohl um ein normales Verhalten.

[2] Reis (1895 p. 389; 1897 p. 64—67) homologisiert die prämandibularen Skelettelemente der Holocephalen mit den bei Haien vorkommenden, gewöhnlich als Radien des Mandibulare gedeuteten „Submentalknorpeln". (Solche wurden beschrieben von Stannius; Gegenbaur 1872 p. 206—208; White 1895 p. 58, 59, f. 1—3; K. Fürbringer 1903 p. 398; Luther 1909 p. 120—121, f. 12, p. 76 *cart. r. m.*). Eine solche Homologie der Knorpel von *Chimaera* halte ich, besonders mit Rücksicht auf die oben erwähnten, mit denen der Haie übereinstimmenden Lagebeziehungen zu den Nerven, nicht für richtig. Eher könnte man inbezug auf den „accessorischen Prämandibularknorpel" an einen solchen Vergleich denken, doch spricht auch hier die Lage, in der der Knorpel entsteht (Schauinsland l. c.) und in der er verbleibt gegen die Ansicht von Reis.

Da der von J. Müller (1836 t. V f. II) mit *h*, von Hubrecht (1877 b) mit *g* bezeichnete Knorpel im Folgenden öfters erwähnt werden muss, bezeichne ich ihn der Bequemlichkeit halber mit dem indifferenten Namen Prälabialknorpel.

B. Muskulatur.

Die vom N. V versorgte Muskulatur von *Chimaera* wurde zuerst von Stannius (1849 t. I) abgebildet, erst 1878 aber durch Vetter eingehend beschrieben. Der von letzterem Verfasser am Weibchen ausgeführten grundlegenden Untersuchung fügte Reis (1895 p. 386 t. XII, f. 8) einige Details inbezug auf die Befestigung der Muskeln am Kopfstachel (Tenaculum) des ♂ bei. Die sehr oberflächliche Arbeit von Jaquet (1897) bringt an Neuem im Wesentlichen nur, dass *Ch. colliei* mit der von Vetter untersuchten *Ch. monstrosa* übereinstimmt.

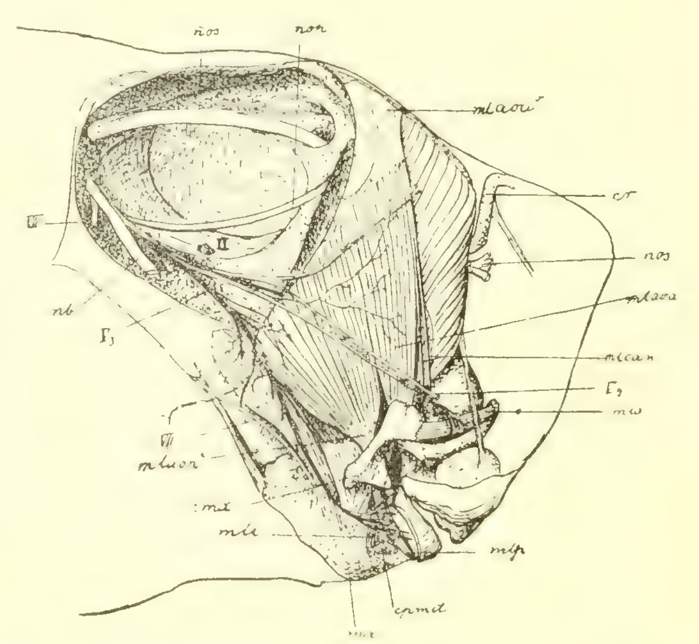


Fig. 29. *Chimaera* c. 4/5. Kopf von rechts. V-Muskulatur, oberflächliche Schicht.

Über die betreffende Muskulatur von *Callorhynchus* sind mir nur einige kurze Bemerkungen in der Arbeit von Jaquet (1898) bekannt.

Da die Abbildungen Vetters inbezug auf die Innervierung nicht sehr genau sind und ich zu einer anderen Auffassung der Homologieen gelangte als er, gebe ich hier eine erneute Schilderung der V-Muskulatur von *Chimaera monstrosa* und *Callorhynchus callorhynchus*.

Unter dem Namen M. levator anguli oris 1 und 2 beschrieb Vetter (p. 441) bei *Chimaera* zwei dünne oberflächliche Muskeln, die vom Kranium zu den Lippenknorpeln und der Haut des Mundwinkels ziehen. Diese Muskeln sollen im Folgenden (F. 29—32) als Mm. levator anguli oris anterior (*mlaoa*) und posterior (*mlaop*) bezeichnet werden. Zu derselben Gruppe gehört ein bei *Callorhynchus* gut ausgebildeter Levator cartilaginis praelabialis (*mlcan*). Die drei Muskeln bilden in ihrem Ursprungsteil eine kontinuierliche Schicht und trennen sich erst gegen die Insertion hin. Nahe Beziehungen zu ihnen besitzt ferner der M. labialis anterior.

Der M. levator anguli oris anterior[1] entspringt beim ♀ von *Chimaera*, (F. 29, 32) wie VETTER richtig angiebt, mit platter, bandförmiger Sehne vor der Orbita an der medialen Crista, beim ♂ (vgl. REIS 1895 p. 386 u. t. XII f. 8 *lao*) dagegen mittelst einer viel schmäleren aber dickeren Sehne an der Basis des Frontalstachels und der Haut der diesen aufnehmenden Grube. Im Übrigen ist der Bau bei beiden Geschlechtern übereinstimmend. Der Muskel verschmälert sich distalwärts und inseriert sehnig, teils am Maxillarknorpel, teils, in individuell variabler Weise, auch am Prälabialknorpel. — Beim *Callorhynchus* ♀ (F. 30, 31) findet der Ursprung ähnlich wie bei *Chimaera* mittelst einer Sehnenplatte an der vor der Orbita gelegenen Partie des Schädels statt[2], doch erlaubte der schlechte Erhaltungszustand des untersuchten Exemplars keine genaueren Feststellungen. Fig. 30 ist somit in dieser Beziehung nicht ganz zuverlässig. Die Fasern ziehen schräg rostral- und ventralwärts und inserieren mit kurzer Sehne medial an dem

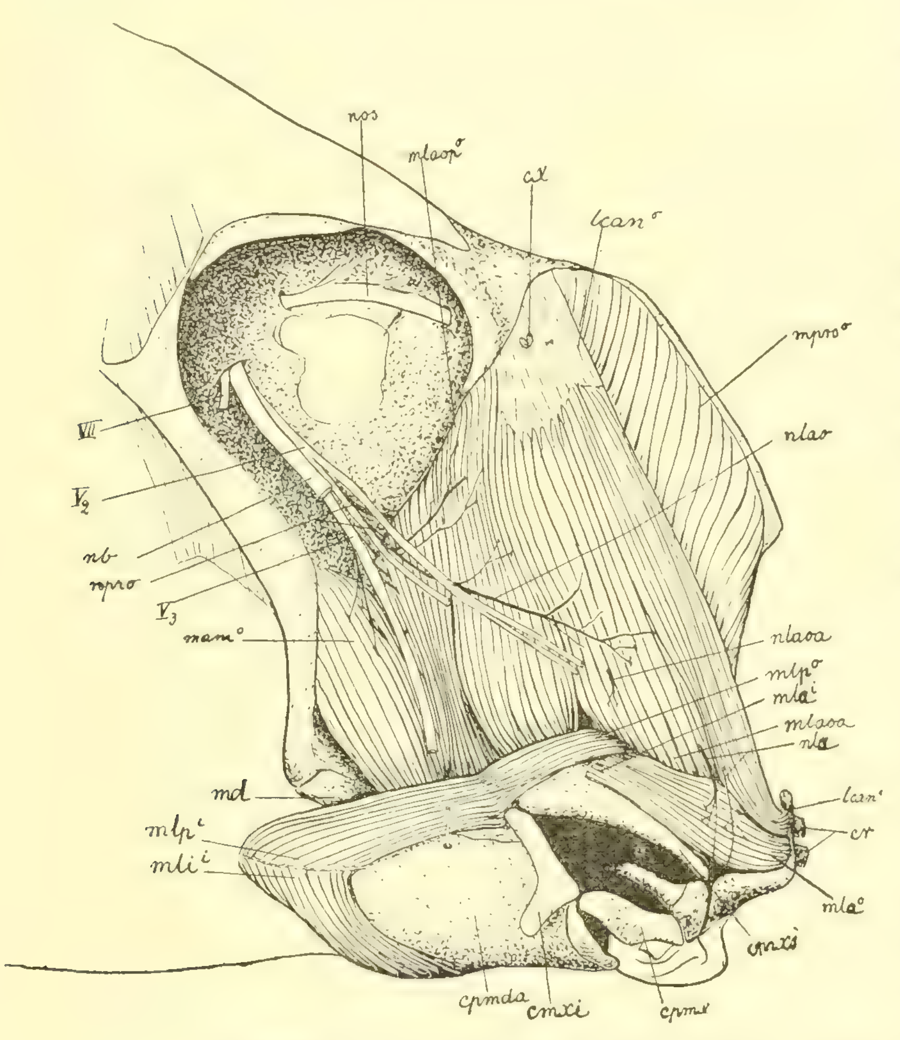


Fig. 30. *Callorhynchus*. Schwach verkleinert. Kopf von rechts. V-Muskulatur, oberflächliche Schicht. *cx* kleine Knorpel in der Ursprungssehne des M. levator anguli oris anterior.

---

[1] Synonym: Levator anguli oris pars anterior JAQUET 1897 p. 178, t. VI f. 4 *laa* (*Ch. colliei*).

[2] In dieser Sehne lagen auf der einen Seite (die andere war nicht mehr erhalten) 2 kleine Knorpelstücke (F. 30 *cx*).

rostralen Teil des vorderen Derivats des Maxillarknorpels. Rostral geht der Ursprung dieses Muskels in denjenigen des M. levator cartilaginis praelabialis [1] über. Dieser zieht als ziemlich schmaler abgeplatteter Bauch zum oberen Fortsatz des Prälabialknorpels [2], an dem er fleischig inseriert. In der Nähe des Ansatzes ist er dem M. labialis anterior eng angeschlossen und durch Züge der deckenden Fascie mit ihm fest verbunden.

Chimaera besitzt diesen Muskel in beiden Geschlechtern nur in ganz rudimentärer Form. Vom rostralen Rand des Levator anguli oris anterior sondern sich eine oder einige wenige Fasern ab (F. 32 *mlcan*), die in eine lange, schmale und platte, schräg rostral- und ventralwärts gerichtete Sehne übergehen. Diese Sehne strahlt teils lateral auf die Oberfläche des M. labialis anterior (*mla*) aus, medial den Prälabialknorpel erreichend, teils zieht sie dem oberen Rand des Muskels entlang rostralwärts gegen die Spitze des Knorpels. Die Homologie mit *Callorhynchus* ist in diesem Falle, welcher als normal gelten muss, evident. (In einem einzelnen Falle, dem die F. 29 entnommen ist, zogen zwei Muskelfasern vom rostralen Rand des Lev. anguli oris anterior etwas steiler ventralwärts, wobei die vordere am Dorsalrand des Labialis anterior, di hintere am Bindegewebe medial vom vorderen Ende des Maxillarknorpels sich befestigte).

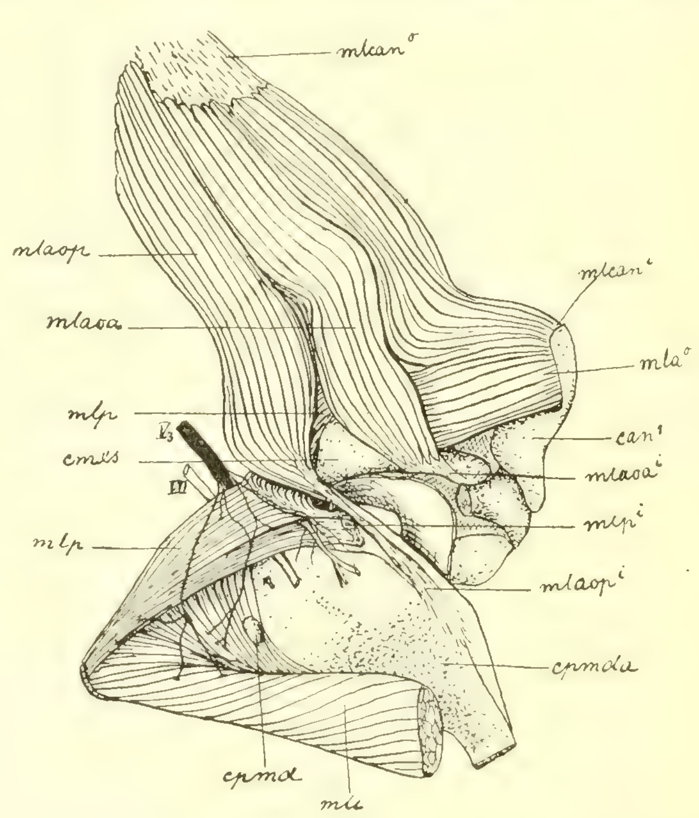


Fig. 31. *Callorhynchus.* Schwach verkleinert. Muskulatur der Lippenknorpel von der Medialseite.

Der M. levator anguli oris posterior (*mlaop*) [3] von *Callorhynchus* (F. 30, 31) entspringt fleischig am Praeorbitalvorsprung, wobei er sich medial mit dem vorderen Rand

[1] Vgl. Jaquet 1898 p. 307.

[2] Vgl. S. 34.

[3] Synonym: Levator anguli oris pars posterior Jaquet 1897 p. 179 t. VI f. 4 *lap* (*Ch. collici*).

unter den L. ang. oris ant. schiebt. An der Stelle, wo er den Maxillarknorpel erreicht, geht er in eine schmale Sehne über. Eine kleine Abzweigung strahlt gegen den unteren Maxillarknorpel und die Haut der Lippenfalte aus; die Hauptmasse zieht dagegen zum vorderen Rand des accessorischen Prämandibularknorpels und zum Rand der unteren Lippenfalte.

Bezüglich des Verhaltens dieses Muskels bei *Chimaera* sei auf VETTER (p. 441) verwiesen. Der Muskel ist sehr dünn und bildete bei ein Paar Individuen nicht einmal eine kontinuierliche Schicht (F. 32 *mlaop*).

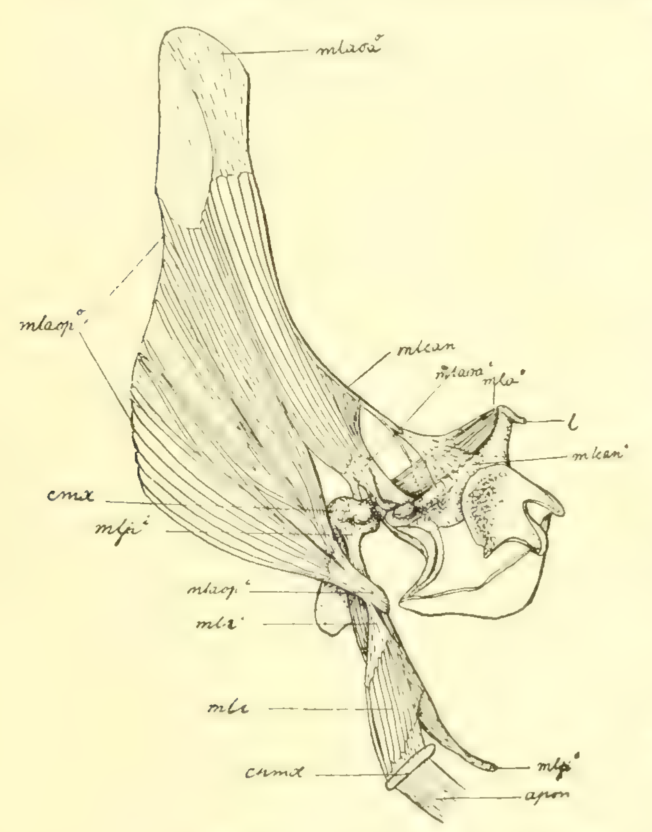


Fig. 32. *Chimaera.* c. 1/1. Muskulatur der Lippenknorpel von der Medialseite.

Innerviert werden die beiden Levatores anguli oris durch einen Ast (F. 30 *nlao* und F. 29), der anfänglich dem N. V_2 angeschlossen ist. Bei *Chimaera* konnte ich eine Verzweigung bis in den Lev. cart. praelabialis hinein verfolgen, bei *Callorhynchus* war der Nerv bereits an der Grenze des in Rede stehenden Muskels abgeschnitten. Bei *Chimaera* erhält der Lev. ang. o. posterior einen zweiten Ast, der vom N. V_3 abzweigt (F. 29) kurz bevor dieser den ventralen Rand der Orbita erreicht. Ein Teil der Verzweigungen dringt in den tiefer gelegenen Muskel ein. Bei *Callorhynchus* beobachtete ich ein paar schwache Äste, die weit distal vom N. V_2 abzweigten und in den ventralen Teil des Lev. ang. o. anterior eintraten (F. 30 *nlao*). Durch diese Art der Nervenversorgung nähert sich dieser Muskel dem M. labialis anterior.

Der M. labialis anterior (*mla*; vgl. VETTER p. 443, t. XII f. 1 *Lba*)[1] ist bei *Chimaera* (F. 29 u. 32) ein schmaler, gegen die Enden nur wenig verjüngter Muskel, der am vorderen dorsalen Fortsatz des Prälabialknorpels entspringt und caudalwärts zur lateralen Fläche des vorderen Endes des Maxillarknorpels zieht. Bei *Callorhynchus* (F.

[1] Synonymie: Labialis anterior REISS 1895 p. 388 (*Ch. monstrosa*). Labial antérieur JAQUET 1897 p. 179 t. VI f. 4 *la* (*Ch. colliei*).

30 und 31) ist er relativ viel stärker entwickelt. Der Ursprung verhält sich wie bei *Chimaera*, der Ansatz erfolgt in einer lateralen Nische am vorderen Rand eines dorsalen hakenförmigen Fortsatzes des vorderen Maxillarknorpels.

Die Innervierung geschieht durch ein paar dünne Ästchen, die dem N. V_2 angeschlossen sind. Bei *Chimaera* sah ich sie sowohl medial wie lateral an den Muskel treten, bei *Callorhynchus* nur lateral.

Der oben besprochenen dorsalen Gruppe von Lippenknorpelmuskeln steht eine ventrale gegenüber. Sie umfasst zwei Muskeln, den M. labialis posterior (Vetter p. 443, t. XII f. 1 *lbp*) sowie einen bisher unbeschriebenen Muskel, den M. labialis inferior. Da ich inbezug auf die Homologisierung dieser Muskeln bei *Chimaera* und *Callorhynchus* im Einzelnen nicht ganz sicher bin, sollen die beiden Gattungen von einander getrennt besprochen werden. Die mächtige Entfaltung des accessorischen Prämandibularknorpels bei *Callorhynchus* hat eine sehr starke Entfaltung der in Rede stehenden Muskeln herbeigeführt, während umgekehrt bei *Chimaera* stark reduzierte Verhältnisse vorliegen, die mit der Rückbildung des erwähnten Knorpels (vgl. S. 31) in Zusammenhang stehen. Vielleicht bringt in Zukunft die Untersuchung anderer Holocephalen, vor allen Dingen der *Rhinochimaeridae* vermittelnde Zustände an den Tag.

Bei *Callorhynchus* (F. 30, 31) entspringt der M. labialis posterior (*mlp*) fleischig am caudalen Rand jenes hakenförmigen Fortsatzes des vorderen Maxillarknorpels, der dem M. labialis anterior zur Insertion dient. Der Ansatz erfolgt am dorsalen Rand des caudalen Fortsatzes des accessorischen Prämandibularknorpels und greift dabei auf die laterale Seite des Knorpels über. Während lateral der Faserverlauf ein ununterbrochener ist (F. 30) wird der Muskel medial (F. 31) durch einen Sehnenzipfel (*mlp'*) unterbrochen, der zur Haut des Mundwinkels zieht. Hierdurch erscheint der ganze Muskel in der Mitte medioventralwärts eingeknickt.

Der labialis inferior (*mli*) entspringt ventral in der Mitte des Mandibulare, an dessen vorderem Rand. Die antimeren Muskeln stossen hier aneinander. Der sehr kräftige Muskelbauch zieht lateral-, dorsal- und caudalwärts, plattet sich ab und umgreift mit breiten Insertionszipfeln den caudalen Teil des accessorischen Prämandibularknorpels (*cpmda*), medial (F. 31) bis zum oberen Rand desselben reichend, lateral (F. 30) bis über die halbe Höhe. Der Muskel zieht dabei oberflächlich (latero-ventral) über den kleinen Prämandibularknorpel (*cmd* vgl. S. 33) hinweg.

Innerviert werden beide Muskeln durch Äste des N. V_3, die dort entspringen, wo dieser Nerv den M. labialis posterior erreicht. Sensible Äste durchbohren diesen Muskel. Der R. mandibularis N. VII senkt sich zwischen dem M. labialis posterior und dem accessorischen Prämandibularknorpel in die Tiefe.

Die Funktion der beiden zuletzt besprochenen Muskeln wird in einer Protraktion der von dem accessorischen Prämandibularknorpel gestützten Unterlippe bestehen. Als Antagonist wird in erster Linie der Levator anguli oris posterior wirken.

Chimaera. M. labialis posterior (F. 29, 32, 33 *mlp*). Ventral vom rostralen Rand des Unterkiefers und an der Basis der Unterlippe findet sich eine schmale, drehrunde Sehne (F. 34 *mlp*), die sich in der Mittellinie an der oberflächlichen Aponeurose befestigt und in eine feste bindegewebige Scheide eingeschlossen ist. Rechts und links geht diese Sehne in einen schlanken Muskelbauch über, der lateral und dorsalwärts ansteigt, sich mit einigen Fasern (vgl. links in F. 33) am ventralen Teil des Maxillarknorpels befestigt, lateral die Sehne des Levator anguli oris posterior (F. 32 *mlaop*[1]) teils kreuzt, teils an ihr Befestigung gewinnt, und schliesslich wieder in einen dünnen Sehnenzipfel übergeht, der an der Innenseite des rostralen Abschnitts des Maxillarknorpels inseriert (*mlp*).

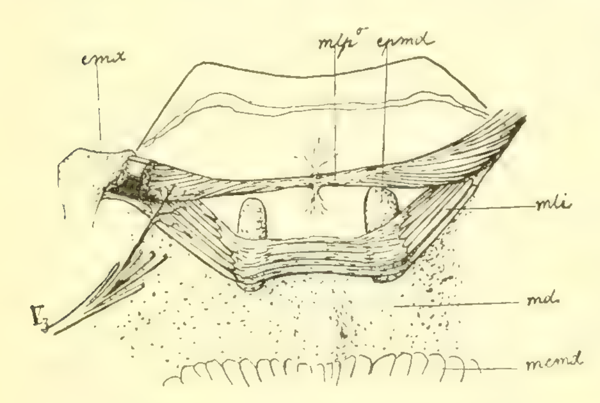


Fig. 33. *Chimaera.* c. $^3/_2$. Ventrale Labialmuskeln.

M. labialis inferior (F. 29, 32, 34 *mli*). Über die beiden Prälabialknorpel zieht ventral ein Streifen von Sehnenfasern (F. 32 *apon*, F. 33), der sich mit einem Teil der Fasern an den Knorpeln anheftet, in der Hauptsache aber über dieselben hinwegzieht. Die Sehnenstränge sind in der Mitte auch mit dem oberflächlichen Bandapparat verbunden. An diesem Sehnenband entspringt jederseits ein schwacher, platter Muskel *(mli)*, der schräg gegen den Mundwinkel zieht und sich teils an einem caudalen Zipfel der Sehne des M. levator anguli oris posterior (F. 32 *mli*[1]), teils am vorderen unteren Ende des Maxillarknorpels mit dünner, platter Sehne befestigt (F. 33). Zwischen diesen beiden Sehnenzipfeln tritt der M. labialis posterior hindurch.

Die Innervierung geschieht durch einen weit ventral entspringenden Ast des N. V_3, welcher zuerst dem M. labialis inferior, dann dem M. labialis posterior Zweige abgiebt (vgl. F. 33).

Dass die Mm. labialis posterior und inferior bei *Chimaera* so schwach sind, steht augenscheinlich mit der Reduktion des accessorischen Prämandibularknorpels (S. 33) in Zusammenhang und entspricht auch der schwachen Ausbildung des antagonistisch wirkenden M. levator anguli oris posterior (S. 37).

[1] Synonyme: Labial postérieur. JAQUET 1897 p. 179—180 t. VI f. 5 *lp* (*Ch. colliei*).

M. adductor mandibulae und M. praeorbitalis. Die ansehnliche Muskelmasse, welche medial von den Mm. levatores anguli oris liegt, wurde von VETTER (p. 442—443) bei *Chimaera* als Adductor mandibulae [1] bezeichnet. Ich unterscheide (F. 34) an derselben zwei unvollständig von einander geschiedene Portionen, deren eine (*mpro*) rostral und lateral vom N. V_3 liegt, die andere caudal und medial von demselben (*mam*).

Die rostrale Portion (*mpro*) entspringt an der ganzen vor der Orbita gelegenen Fläche des Schädels bis zur Basis der Nasenkapsel hinab, sowie an einer die Orbita rostroventral begrenzenden Fascie. Der grösste Teil der Fasern zieht in gefiederter Anordnung zu einem starken Sehnenspiegel, der teilweise an der Oberfläche liegt, caudalwärts sich aber in die Tiefe senkt. Der vordere Teil dieses Sehnenspiegels setzt sich ventral in eine schmale Sehne (*a*) fort, die sich am Mandibulare befestigt. Caudalwärts folgen ohne Unterbrechung Fasern, die in eine breitere Sehnenplatte (*b*) übergehen, welche die Sehne des gefiederten Teils kreuzt und mit ihr verwachsen ist.

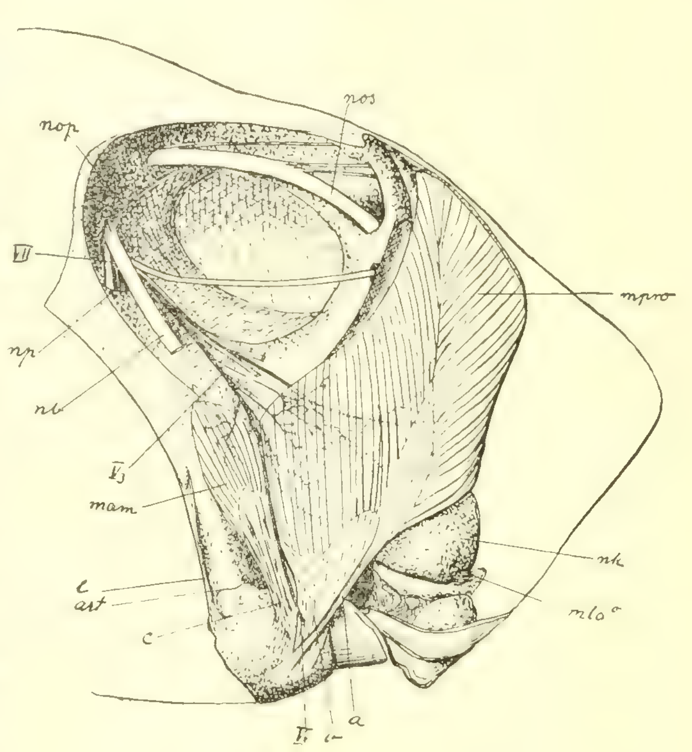


Fig. 34. *Chimaera.* Kopf von rechts nach Entfernung der Muskulatur der Lippenknorpel.

Obige Schilderung gilt für das Weibchen. Beim Männchen befestigt sich der oberste Teil des Muskels, wie REIS (1895 p. 386, t. XII f. 8) es zuerst fand, vorn an der Basis des Frontalstachels [2].

Die Innervierung der rostralen Portion erfolgt durch einen Ast, der dem N. V_2 angeschlossen ist, am Boden der Orbita ziemlich weit medial in den Muskel eintritt und sich in der gefiederten Portion verzweigt, ferner durch dünnere Äste des N. V_3, die

[1] Synonyme: Adductor mandibulae REIS 1895 p. 386 (*Ch. monstrosa*). JAQUET 1897 p. 179 f. 4 *am, am*'' (*Ch. colliei*); 1898 p. 307 (*Callorhynchus*).

[2] Durch diesen Muskelzipfel, wie auch durch den Levator anguli oris anterior kann der Frontalstachel kräftig gegen die ihn aufnehmende Grube gedrückt werden. Demgemäss ist bekanntlich seine Bezahnung abwärts gekehrt. Über seine Funktion vgl. DEAN 1906 p. 18 und 23—25.

grösstenteils entspringen, ehe der V_3 den Muskel erreicht. Zwei von diesen Ästen durchbohren den M. levator anguli oris posterior und geben ihm Zweige ab, ehe sie in den tiefen Muskel eintreten.

Die caudale Portion besteht aus einem schwachen, caudal vom N. V_3 entspringenden Bauch und einer sehr dünnen, weiter rostral am Kranium ventral von der Orbita entspringenden Muskellamelle, die beide mittelst einer breiten Sehnenplatte (*c*) in der Mitte der lateralen Fläche des Mandibulare inserieren. Diese ist rostral mit der Sehne *b* verwachsen.

Innerviert wird die caudale Portion durch mehrere Äste, von denen ein etwas stärkerer, caudalwärts gerichteter, dem Hauptast, bez. der Hauptgruppe von Ästen für den Add. mandibulae bei den Haien entsprechen dürfte. — Der Ast für die rostralen Fasern sendet auch lateralwärts an die rostro-laterale Portion Zweige ab.

Der Adductor mandibulae s. lat. (im Sinne VETTER's) von *Callorhynchus* stimmt in der Hauptsache mit demjenigen von *Chimaera* überein; nur ist der caudal vom N. V_3 gelegene Teil etwas kräftiger (F. 30 *mam*), seine Sehne kürzer, ferner der rostral von diesem Nerven gelegene Teil einheitlicher was die Insertion betrifft, der Sehnenspiegel ist viel breiter, sodass die ganze vordere Portion gefiedert erscheint. Auch die Nerven sind im Wesentlichen ganz dieselben wie bei *Chimaera*.

Dass die caudal und medial vom N. V_3 gelegene Portion der hier besprochenen Muskelmasse bei den Holocephalen dem Adductor mandibulae s. str. der Haie homolog ist, unterliegt keinem Zweifel. Das ergiebt sich nicht nur aus der Innervation (vgl. oben) sondern auch aus dem Ursprung an dem mit dem Kranium verschmolzenen Palatoquadratum (hinsichtlich der Grenze des letzteren vgl. die von DEAN 1904 t. 1, f. 4 a gegebene Abbilduug von *Rhinochimaera*). Demselben Muskel wird vermutlich ein Teil jener Fasern entstammen, die mittelst der Sehne *b* inserieren und dem V_3 zunächst und medial liegen.

Die Nerven für einen grossen Teil der zu dieser Sehne ziehenden Fasern, vor allen Dingen diejenigen für den rostralen, gefiederten Abschnitt des Muskels, stimmen aber in ihrer frühen Trennung vom N. V_3 und ihrer rostralen Richtung viel eher mit denjenigen für den M. praeorbitalis [1] überein. Da auch der Ursprung der gefiederten Portion an dem ursprünglichen Kranium (nicht an dem mit ihm verschmolzenen Palatoquadratum) erfolgt und ein ganz ähnlicher ist wie der dieses Muskels bei Haien mit subterminal gelegenem kleinem Mund (*Heterodontus, Chiloscyllium, Stegostoma*) [2], halte

[1] Levator labii superioris VETTER. Vgl. LUTHER 1909 p. 36.

[2] Eine ausführliche Besprechung dieses Muskels bei den Selachiern findet sich in Kap. II meiner in voriger Fussnote citierten Arbeit.

ich es für sicher, dass der gefiederte Teil des Adductor mandibulae Vetter's sowie ein Teil der auf ihn caudalwärts folgenden Fasern dem M. praeorbitalis der Haie homolog ist. Wie bei den erwähnten Haien eine scharfe Grenze zwischen diesem Muskel und dem Adductor mandibulae s. str. sich nicht ziehen lässt, so ist es auch hier der Fall.

C. Nahrung.

Da die Schlüsse in dem folgenden Abschnitt grossenteils auf die Art der Nahrung basiert sind, sei dieselbe hier besonders erörtert.

Über die Nahrung von *Chimaera monstrosa* existieren in der Literatur zahlreiche zerstreute Notizen. Was mir in dieser Beziehung an Originalangaben bekannt geworden ist, habe ich hier zusammengestellt.

Am öftesten wurden Mollusken als Nahrung angegeben [1], und zwar handelt es sich in fast allen Fällen, wo nähere Auskunft über die im Darm gefundenen Reste vorliegt, um Lamellibranchiaten [2], unter denen die Gattungen *Leda*, *Venus*, *Pectunculus*, und *Pecten* sowie *Cyprina islandica* erwähnt werden [3]. Nach Nilsson [4] lässt sich *Chimaera* mit *Mytilus* ködern. Die einzige mir bekannte Angabe über andere Mollusken als Frassobjekte stammt von Collett, der *Chiton marmoreus* im Darm fand [5].

Demnächst wurden am häufigsten Crustaceen angegeben [6]. Spezieller werden erwähnt „grosse Decapoden", Paguriden, Carididen, etc. ferner Gammariden [7]. — Mehr-

[1] Vgl. La Cepède 1798 p. 399 (gleichlautend in Cuvier et Lacepède p. 148); Faber 1829 p. 44; [Duméril 1865 p. 672 (letztere Angabe wird für die Holocephalen, ohne Angabe der Gattung gemacht)].

[2] Diesing 1859 p. 447; Kröyer (zitiert nach Lilljeborg 1891 p. 526); Lilljeborg l. c.

[3] Olsson 1872 p. 11 und 1896 p. 501. Dieser Verfasser, dem wir die genauesten Angaben über die Nahrung von *Ch.* verdanken, fand unter 16 Exx., die überhaupt erkennbare Nahrung enthielten, bei 12 Exx. Bivalven. — Vgl. ferner: Monticelli 1889 p. 329; Cooke 1895 p. 59; Colett 1905 a p. 73.

[4] l. c.

[5] l. c.

[6] La Cepède l. c.; Faber l. c.; Bloch (zitiert nach Yarrell 1859 p. 465 und Day 1880—1884 p. 287); Lilljeborg 1891 p. 526.

[7] Olsson l. c. von den 16 Exx. (vgl. Fussnote 3) enthielten 12 Crustaceen. — Vgl. ferner: Collett 1905 a. — Herr Mag. phil. N. Hagman teilt mir freundlichst mit, dass er in einem Ex. aus Bergen den am Boden lebenden *Pontophilus norvegicus* fand. Eines meiner Exx. enthielt einen Carididen (bei den anderen war der Darm leer). — In dem Darm von *Chimaera mirabilis* fand Collett (1905 b p. 40) gleichfalls Crustaceen (eine pelagische und zwei Bodenformen).

mals wurden reichlich Echiniden gefunden [1], manchmal auch Chaetopoden [2] oder Polypen [3] einmal eine Ascidie [4].

Fischreste wurden nur selten im Darm gefunden, darunter einmal Eikapseln eines Haies (vermutlich *Scylliorhinus canicula*) [5]. *Chimaera* lässt sich jedoch mit Fisch (Hering, Makrele, Schellfisch) ködern. YARRELL [6] giebt sogar an, dass sie meist gefangen werde, wenn sie Heringe oder andere kleine Fische verfolgt, welche er als die Hauptnahrung der Art betrachtet.

Indem ich auf die durch Untersuchung des Darminhalts gewonnenen Resultate das Hauptgewicht lege [7], fasse ich das oben gesagte in folgender Weise kurz zusammen.

Die Nahrung von *Chimaera monstrosa* besteht in erster Linie aus Bivalven und Crustaceen, demnächst aus Echiniden. Kleinere Fische einerseits, allerlei niedere Tiere (z. B. Chaetopoden, Polypen) andererseits werden jedoch, wo sich eine Gelegenheit bietet, ebenfalls gern verspeist. Wir können *Chimaera monstrosa* in der Hauptsache kurz als Schaltierfresser bezeichnen. Es verdient noch besonders hervorgehoben zu werden, dass die Schalen stets zermalmt werden [8].

Über die Nahrung von *Rhinochimaera* existiert eine Angabe von DEAN (1904 p. 17), der bei einem Exemplar keine hartschaligen Tiere, sondern nur kleine Fische im Darm fand.

Inbezug auf *Callorhynchus* habe ich keine einzige Notiz über den Darminhalt gefunden. Es mag jedoch erwähnt werden, dass MONTICELLI (1889) bei *Callorhynchus* die vorher nur aus der Muschel *Mactra edulis* bekannte parasitische *Gyrocotyle rugosa* DIESING fand, und die begründete Vermutung aussprach, dass die Muschel vom Fisch gefressen werde. Auch hier würden also Bivalven einen Teil der Nahrung ausmachen.

Aus den obigen Angaben, sowie aus zahlreichen in der Literatur über *Chimaera* zerstreuten Notizen über den Fang, lässt sich schliessen, dass die Holocephalen (möglicher-

---

[1] OLSSON l. c. (bei 2 Exx. von den 16); LILLJEBORG 1891 p. 526; COLLETT 1905 a p. 73 (C. fand auch Reste anderer Echinodermen). — (Vgl. ferner DUMÉRIL 1865 p. 672).

[2] OLSSON l. c. (5 Exx. von den 16); KRÖYER (zitiert nach LILLJEBORG l. c.).

[3] OLSSON l. c. (2 Exx. von den 16). Nach BLOCH (vgl. Anm. 6) sollen auch Medusen gefressen werden.

[4] COLLETT 1905 a l. c.

[5] LILLJEBORG 1891 p. 526; SMITT 1895 p. 1084 (S. fand Heringsschuppen im Maul eines konservierten Exemplars; diese könnten jedoch vom Köder stammen); COLLETT 1905 a l. c.

[6] YARRELL l. c. — Nach SCHLEGEL (zitiert nach SMITT l. c.) sollen auch japanische *Chimaeren* den Zügen des Herings bis ins Innere der Meeresbuchten folgen.

[7] Vgl. die diesbezüglichen Erörterungen von RAUSCHENPLAT 1901 p. 87.

[8] Vgl. z. B. FABER l. c.; OLSSON l. c.; COOKE l. c.; COLLETT 1905 a l. c.

weise mit Ausnahme der *Rhinochimaeridae*) in der Regel sich in der Nähe des Bodens aufhalten, und hier ihre Nahrung suchen.

D. Zusammenfassung und Vergleichung nebst Erörterung korrelativer Beziehungen.

Inbezug auf die Lebensweise (vgl. oben) nähert sich *Chimaera*, und höchst wahrscheinlich auch *Callorhynchus*, jenen von Bodentieren sich nährenden Formen unter den Haien, bei denen (vgl. Luther 1909 p. 113 und oben S. 26—29) der Kieferapparat weit vorn liegt und der Mund relativ klein ist (*Heterodontus*, *Stegostoma*, *Chiloscyllium*). Auch bei den Holocephalen wird sich die rostrale Verschiebung der Kiefer und des Kiefergelenks sowie die Verkürzung des Unterkiefers als Anpassung an die aus hartschaligen Bodentieren bestehende Nahrung herangebildet haben. Die subterminale Lage des Mundes bot für die Aufnahme der Nahrung vom Boden Vorteile. Die Verkürzung der Kiefer gewährte beim Beissen einen kürzeren Hebelarm, also grössere Kraft.

Bei den erwähnten Haien ist infolge der vorderen Lage der Kiefer der M. praeorbitalis zum wichtigsten Adductor des Unterkiefers geworden (vgl. S. 20—21, 26, 27), während der Adductor mandibulae i. e. S zwar noch kräftig ist, aber doch ihm gegenüber zurücktritt. Die rostrale Verschiebung des Kieferapparats ist bei den Holocephalen noch bedeutend weiter gegangen als dort. Dem entsprechend ist auch das Grössenverhältnis zwischen M. praeorbitalis und Add. mand. s. str. noch weiter zu Gunsten des ersteren verschoben worden, welcher gänzlich dominiert (vgl. S 40—42 und F. 34).

Günstig für die Funktion ist hierbei die grosse Hubhöhe, welche der weit dorsal erfolgende Ursprung des M. praeorbitalis gewährt, denn je kürzer die Kiefer, um so weiter muss das Maul aufgesperrt werden, um relativ grosse Bissen zu bewältigen.

Dass das Palatoquadratum bei den Vorfahren der Holocephalen ein selbständiges Skelettstück war, unterliegt keinem Zweifel (vgl. S. 30). Der Oberkiefer lag also als bewegliches Skelettstück zwischen dem Ursprung des Muskels am Kranium und dem Ansatz am Unterkiefer. Sollte bei Adduction des Unterkiefers ein Ausweichen dieses zwischenliegenden Stückes nach aussen oder innen zu vermieden werden, so musste die ligamentöse Befestigung des Palatoquadratum hier eine besonders feste sein. Wiederum finden wir ein analoges Verhalten in besonders stark entfalteten entsprechenden Bändern bei den genannten Haien. Dass bei den Holocephalen die Bandverbindung

in völlige Verwachsung der Knorpel (Autostylie im Sinne HUXLEY's) überging, stellt dann in der Entwickelungsreihe den nächsten Schritt dar, für den in der dominierenden Entfaltung des M. praeorbitalis der Antrieb gegeben war.

Mit dem Erwerb der Autostylie ging der Levator palatoquadrati[1] zu Grunde. Die Autostylie führte ferner selbstredend den Verlust der Spreizungsfähigkeit der articularen Kieferenden mit sich. Infolgedessen ging die Mandibularsymphyse verloren: es entstand ein völlig einheitlicher Unterkiefer, weshalb auch der M. intermandibularis (sowohl die vom N. V wie die vom N. VII beherrschte Portion) zu einer Fascie verödete. Hiermit steht ferner das Fehlen einer bei der Kieferspreizung oder Protraktion mitwirkenden besonderen Adductorportion (Add. γ) in Zusammenhang, ebenso die eng benachbarte Lage des äusseren und inneren Kiefergelenks.

Verschiedene Verfasser (z. B. HUBRECHT 1876 p. 45; 1877 b p. 9; GEGENBAUR 1898 p. 337; K. FÜRBRINGER 1903 p. 437) haben bereits die sehr wesentlichen Unterschiede hervorgehoben, welche zwischen den Rostralbildungen der Haie und denjenigen der Holocephalen bestehen. Eine Ableitung der letzteren von den ersteren erscheint sehr schwierig, und zur Zeit hat wohl die Annahme am meisten Wahrscheinlichkeit für sich, dass beiderlei Rostra nur konvergente Bildungen darstellen.

Eine solche Anschauung liesse sich sehr gut mit den oben angeführten Betrachtungen über die Entstehung der Autostylie in Einklang bringen. Bei den zum Vergleich mit den Holocephalen herangezogen Formen unter den Haien ist das Rostrum sehr kurz (*Stegostoma*, *Chiloscyllium*) oder auch fehlt es ganz (*Heterodontus*, vgl. S. 28, Anm. 2). Bei vorhandenem, ventral entfaltetem Rostrum (wie bei *Callorhynchus*) würde eine Rückbildung der Protraktilität der Kiefer dem Tiere wesentliche Nachteile bringen, indem dadurch die Aufnahme der Nahrung vom Meeresboden bedeutend erschwert würde. Eine solche Lage des Mundes bei Bodentieren befördert denn auch allem Anschein nach die Vorstreckbarkeit der Kiefer (Rochen). Ist dagegen die Lage des Mundes eine subterminale, fehlt also das Rostrum oder ist es sehr schwach, so kann eine Reduktion der Vorstreckbarkeit stattfinden, ohne dass daraus der Nahrungsaufnahme grössere Schwierigkeiten erwachsen. Es wäre demnach verständlich, wenn der Erwerb der Holocephalie zu einer Zeit stattgefunden hätte, als das Rostrum der Holocephalen noch nicht in stärkerer Ausbildung vorhanden war.

Wie dem auch sei, so besitzt *Callorhynchus* ein ventral entfaltetes Rostrum. Die für den Kieferapparat daraus entspringenden Nachteile werden teils durch die pro-

[1] VETTER's (1878 p. 461–462, 543) Ansicht, dass Reste des Levator palatoquadrati in den Levatores anguli oris fortbestehen sollten, finde ich unbegründet.

gnathe Stellung der Zahnplatten kompensiert, hauptsächlich aber dadurch, dass die Lippenfalten mit den in ihnen eingeschlossenen Lippenknorpeln zu hoher Entwicklung gelangen [1]. Unter den Knorpeln tritt besonders ein den Unterkiefer grossenteils deckender durch seine Dimensionen hervor (accessorischer Prämandibularknorpel). Er stellt aller Wahrscheinlichkeit nach eine durch Verknorpelung von Bindegewebe entstandene Neubildung dar (S. 32—33).

Durch reiche Muskularisierung erhalten die Lippen mit ihren Knorpeln eine bedeutende Beweglichkeit. Man kann unter den betreffenden Muskeln morphologisch in der Hauptsache zwei Gruppen unterscheiden, eine dorsale und eine ventrale. Die dorsale ist, wie die Innervation durch Äste, die alle dem N. V_2 angeschlossen sind, anzudeuten scheint, aller Wahrscheinlichkeit nach durch Abspaltung der oberflächlichsten Schicht des M. praeorbitalis entstanden. Dieses liegt besonders klar inbezug auf die drei Levatoren (L. anguli oris posterior, L. a. o. anterior und L. cartilaginis praelabialis). Ob sich der Labialis anterior unabhängig von den Levatoren abspaltete oder etwa durch Aberration aus dem L. cart. praelabialis entstand, wie man aus dem nahen Zusammenschluss dieser beiden Muskeln vermuten könnte, muss dahingestellt bleiben.

Die ventrale Gruppe umfasst die Mm. labialis posterior und l. inferior. Diese entstammen zweifelsohne dem ventralen Teil des Adductor mandibulae s. lat., ähnlich dem am Praemandibularknorpel bei *Chlamydoselachus* inserierenden Bündel [2].

Physiologisch bilden die Mm. labiales anterior, posterior und inferior eine Gruppe von Protraktoren, als deren Antagonisten die drei Levatores sowie der M. coracopraemandibularis wirken.

Die ventrale Lage, die das Rostrum bei *Callorhynchus* und dem jurassischen *Ischyodus avitus* H. v. Meyer (vgl. Zittel 1890 p. 110 f. 123 und v. Ammon 1896 t. VI, f. 1) besitzt, ist von den übrigen rezenten Holocephalen aufgegeben worden. Bei *Harriotta* (vgl. Good & Bean 1894 tab.) erhielt es in etwa halber Körperhöhe, bei *Rhinochimaera* weit dorsal eine starke Entfaltung, wobei jedoch bei *Rh.* der Ursprung des dorsalen Rostralknorpels nur wenig dorsalwärts verschoben wurde. Bei *Chimaera* ist auch die kraniale Befestigung des oberen Rostralknorpels weit dorsalwärts gerückt, wobei

[1] Von diesem Gesichtspunkte aus wird auch die enorme Entfaltung der Lippenknorpel bei *Squaloraja* (vgl. Reis 1895 t. XII, f. 6) verständlich, vorausgesetzt, dass die von Reis (l. c. p. 389) gegebene Deutung als solche richtig ist. Bei der rochenähnlichen Gestalt dieser Gattung, und der extremen Ausbildung des Rostrums, mussten die Nachteile der Autostylie hier schärfer als anderswo hervortreten.

[2] Vgl. K. Fürbringer 1903 p. 380, t. XVI, f. 1 *Pr. a. o.* und Luther 1909 p. 89, t. I, f. 1 *Mcli.*

ihr das gemeinsame Austrittsloch der Nn. opthalmici superficialis und profundus (die Mündung des Canalis ethmoidalis) dorsalwärts folgte [1].

Für einen derartigen Entwickelungsgang spricht die sukzessive Rückbildung der unteren Rostralknorpel. Bei *Callorhynchus* in annähernd gleicher Stärke wie der obere Rostralknorpel vorhanden und gleich ihm rostralwärts gerichtet (vgl. J. MÜLLER 1836 t. V, f. 2; HUBRECHT 1877 b t. XVII, f. 1 *h*; SCHAUINSLAND 1903 p. 8, t. XVII, f. 127; K. FÜRBRINGER 1903 p. 437—438; GARMAN 1904, t. 10), erscheinen sie bei *Rhinochimaera* reduziert und dorsalwärts gebogen (GARMAN 1904 t. 1; DEAN 1904 f. 4). Noch weiter ist die Rückbildung bei *Chimaera* vorgeschritten (vgl. HUBRECHT l. c. f. 2 und 3 *h*, und GARMAN l. c. t. 11). Bei der dorsalen Verschiebung des Rostrums kamen diese weit ventral entspringenden Knorpel in eine für ihre Stützfunktion immer ungünstigere Lage, die zu ihrer Reduktion führte, während der günstiger gelegene dorsale Knorpel sich um so stärker entfaltete.

Durch diese Verschiebung des Rostrums erhielt der Kieferapparat eine vorteilhaftere Lage, indem der Mund an die Spitze einer winkelig vorragenden Erhebung zu liegen kam. Dadurch wurde die Nahrungsaufnahme erleichtert und die Bedeutung der vorstreckbaren Lippen geschwächt. Wir sehen denn auch bei *Chimaera* eine weitgehende Rückbildung dieses letzteren Apparats, die sich in schwächer ausgebildeten Knorpeln und Muskeln zeigt. Unverkennbare Züge einst vorhandener grösserer Komplikation, die in mehrfacher Hinsicht der bei *Callorhynchus* vorhandenen ähnlich gewesen sein muss, finden wir jedoch in dem Rudiment des M. levator cartilaginis praelabilis (S. 36), ferner in demjenigen des accessorischen Prämandibularknorpels (S. 31—32) und dem des daran inserierenden M. coraco-praemandibularis (S. 33). In derselben Weise ist der äusserst schwache M. labialis inferior (S. 39) zu beurteilen.

Wie bei den oben (S. 26—29) besprochenen Haien hat auch bei den Holocephalen die starke Entfaltung des M. praeorbitalis auf den vor der Orbita gelegenen Teil des Kraniums stark umgestaltend gewirkt, indem derselbe teils in die Länge gedehnt, teils dorsal kammartig erhoben wurde.

[1] Vgl. auch HUBRECHT 1877 b p. 6. — GARMAN (1904 p. 252) schreibt: „On *Chimaera monstrosa* (plate 11) the suprarostral cartilage presents the appearance af having originally been attached near the nasal capsules, as in *Callorhynchus* and of having the basal portion, for a short distance, brought back against and fused with the frontal region of the skull; the ligamentous attachement, howewer, is at the base of the free portion".

Die kurze Gestalt des Unterkiefers stellt, wie oben erörtert, ohne Zweifel ursprünglich eine Anpassung an die Nahrung dar (S. 44). Sie ist analog der S. 9—10 u. 26 geschilderten Reduktion des Quadratteils am Oberkiefer von *Stegostoma*. Wie bei dieser letzteren Gattung hierdurch sowie durch die vordere Lage der Kiefer ein Vorwärtsrücken der übrigen Visceralbogen bedingt wurde (vgl. S. 15—16), so ist es bekanntlich auch bei den Holocephalen der Fall.

Der Einfluss des Kieferapparats auf die Respirationsorgane beschränkt sich jedoch nicht hierauf. Bei der Atmung der Haie spielt eine Erweiterung und Verengerung der Mundhöhle in horizontaler Richtung durch Spreizung bez. Adduction der articularen Kieferenden eine grosse Rolle (vgl. z. B. Baglioni 1907 p. 204; Luther 1909 p. 100). Hierdurch wird Wasser caudalwärts nach den Kiemen gepumpt. Ferner werden bei der Spreizung des Mandibularbogens alle folgenden Bogen mit-gespreizt, bei der Verengerung mit-verengt. Hierbei spielt zwar die Eigenmuskulatur der einzelnen Bogen eine Rolle, der Grad der Spreizbarkeit, d. h. die Beweglichkeit der Kieferknorpel in den Symphysen, ist aber immer für die Funktion aller Kiemenbogen und Kiemen von grösster Bedeutung. Infolge der Elastizität der Gewebe werden hierbei die vorderen Kiementaschen [1] eine wesentlich günstigere Lage besitzen als die caudalsten, was bekanntlich auch in ihrer verschiedenen Ausbildung und der caudal stattfindenden Reduktion zum Ausdruck kommt.

Dass die Radien des Hyalbogens stärker entfaltet sind als diejenigen der eigentlichen Kiemenbogen erklärte schon Gegenbaur (1872 p. 184) durch ihre Lage als Stütze des ersten Kiemenseptums, dessen Bewegungen von Einfluss auf alle folgenden Bogen sein mussten. Es ist nun interessant, dass bei Haien, bei denen der Kieferbogen in Anpassung an die Nahrung eine stärkere Reduktion seiner horizontalen Spreizungsfähigkeit erfuhr, wie z. B. bei *Heterodontus* und *Stegostoma*, die Radien des Hyalbogens zu noch bedeutenderer Entfaltung gelangten und zu ausgedehnten Platten verschmolzen (S. 16—17). Diese Platten, wie auch die verstärkten Radien und Extrabranchialia der folgenden Bogen, werden durch ihre Elastizität wesentlich zum Öffnen der Kiemenspalten und Taschen beitragen, also neben den Mm. coraco-arcuales als Antagonisten der Constrictoren wirken. Von diesem physiologischen Gesichtspunkt aus lassen sich die meisten Eigentümlichkeiten im Bau der Radien und Extrabranchialia verstehen [2].

[1] Ich sehe ab von der Spritzlochtasche, wo spezielle Einflüsse umgestaltend wirkten.

[2] Man wird sich dabei (vgl. F. 14—18) vergegenwärtigen müssen, dass die Verengerung der Kiementaschen gleichzeitig in zwei verschiedenen Richtungen erfolgt, einmal in dorsoventraler Richtung, zweitens durch Annäherung der lateralen (vorderen) Wand an die mediale (hintere). Die Compression wird, der An-

Mit der Verwachsung des Oberkiefers mit dem Kranium und dem Verlust der Beweglichkeit in den Symphysen wurde bei den Holocephalen der Kieferapparat vollständig von seiner Funktion als erstes Glied in der Reihe der Kiemenbogen ausgeschaltet. Diese Aufgabe fiel ganz und gar dem Hyalbogen zu, dessen Radienbesatz in ähnlicher Weise wie bei den erwähnten Haien zu ausgedehnten Knorpelplatten verschmolz [1] und sich noch weiter distalwärts ausdehnte. Mit diesen Veränderungen des Skeletts gingen eine Zunahme und Differenzierung der Muskulatur und eine Ausdehnung der Hautfalte Hand in Hand. So entstand der Kiemendeckel als eine Kompensation für die verloren gegangene horizontale Spreizbarkeit der Kiefer. Dass bei der Reduktion der übrigen Kiemensepten [2] die eingeengte Lage des Kiemenapparats zwischen Kopf und Schulterapparat eine Rolle spielte, halte ich (vgl. auch REIS 1903 p. 71) für wahrscheinlich.

Dass nicht der Hyalbogen selbst zu besonders starker Entfaltung gelangte, sondern nur seine Radien, steht vermutlich damit im Zusammenhang, dass seine Bewegungen durch den vor ihm liegenden Kieferapparat behindert wurden, und dieser Umstand ist vielleicht auch nicht ohne Einfluss auf die Umwandlung des Kiemenapparats der übrigen Bogen gewesen.

Ähnliche Gesichtspunkte lassen sich auch in anderen Fischgruppen für die Entstehung des Kiemendeckels geltend machen, doch hebe ich diesbezügliche Erörterungen für eine spätere Gelegenheit auf.

---

ordnung der Muskulatur zufolge (F. 25—26), im distalen Teil der Taschen am kräftigsten sein. Dem entsprechen die freien Spitzen an der Hyalbogenplatte (F. 14; K. FÜRBRINGER f. 34 und die distalen Einkerbungen an den Extrabranchialia (F. 14—17). Bei der Erweiterung in lateraler (rostraler) Richtung werden die Radien besonders dadurch, dass ihre Basen an der Vorderseite durch Ligamente mit den Epi- und Keratobranchialia verbunden sind, von Bedeutung sein, ferner wird hierbei die Umwachsung des dorsalen und ventralen Randes der Kiementaschen durch die Extrabranchialia mitwirken.

[1] Vgl. J. MÜLLER 1836 p. 220; HUBRECHT 1876 p. 55; SCHAUINSLAND 1903 p. 11; K. FÜRBRINGER 1904 p. 489.

[2] GOETTE's Ansicht (1901 p. 565; vgl. die damit übereinstimmende Auffassung von JAEKEL 1895), dass das Vorhandensein des hyalen Kiemendeckels ein ursprüngliches Verhalten darstellen sollte, kann ich mich nicht anschliessen. Die hier vertretene Auffassung ist u. A. aus dem Grunde wahrscheinlicher, weil die Holocephalen (vgl. VETTER 1878 p. 447, t. XII, f. 5 *Ibr. 1—5)* ebenso wie es K. FÜRBRINGER (1904 p. 488—489, t. XL, f. 39) für *Ceratodus* nachwies, noch interbranchiale Rudimente der Constrictoren besitzen. Bestätigung für dieselbe bietet ferner die Ontogenie (vgl. z. B. DEAN 1906, t. IX, f. 50 d.). Ob vielleicht das Vorhandensein eines Kiemendeckels bei *Pleuracanthus*, auf das sich GOETTE besonders beruft, mit der Existenz der Postorbitalverbindung und einer dadurch beschränkten horizontalen Spreizbarkeit des Kieferbogens zusammenhängt, entzieht sich meiner Beurteilung.

Das soeben behandelte Abhängigkeitsverhältnis stellt eine schönes Beispiel für Korrelationen unter Organen dar, die scheinbar sehr wenig mit einander zu tun haben. Beziehungen zur Nahrung, die den Kieferapparat beeinflussten, führten in letzter Linie die Umbildung des Septums des Hyalbogens in den Kiemendeckel herbei.

Anhang.

Über die Nasenrinne.

Es ist auffallend, dass, während die Mehrzahl der Haie einer Nasenrinne entbehrt, diese gerade bei den typisch von Bodentieren lebenden Formen, den *Heterodontidae* und *Orectolobidae* [1] am besten entwickelt ist und in ihrer starken Entfaltung sich derjenigen der Holocephalen nähert. Eine Nasenrinne kommt ferner in verschiedenen Stadien der Ausbildung bei gleichfalls von Organismen des Grundes sich nährenden *Scylliorhinus*-Arten [2], bei *Squatina* und Rochen vor. Existiert auch hier ein Zusammenhang mit den Umgestaltungen des Kieferapparats, etwa derart, dass durch eine rostrale Verschiebung der Kiefer und des Mundes günstige Vorbedingungen für die Entstehung der Rinne gegeben waren? (Vgl. LUTHER 1909 p. 155 Anm. 3).

Für die Beantwortung dieser Frage wird es zuerst notwendig sein zu untersuchen, ob die Nasenrinne, wie zuerst GEGENBAUR (1872 p. 224), dann auch KEIBEL (1893 p. 485), REGAN (1908 p. 347 Anmerkung) u. A. es annahmen, ein innerhalb der Selachier erworbenes Merkmal darstellt oder ob sie wie ein paar neuere Autoren (z. B. GOODRICH 1909 p. 125) es wollen, ein altes Erbstück darstellt, das bei der Mehrzahl der Formen verloren ging. Zu Gunsten der ersteren Auffassung wurden die bei den *Scylliorhinus*-

[1] Vgl. oben S. 25, 26, 28. Von *Crossorhinus* sagt GÜNTHER (1806 p. 220): „Offenbar Grundhaie, welche auf dem Grunde verborgen liegen und auf ihre Beute lauern". Abweichend sind allerdings die Angaben über *Ginglymostoma* (GÜNTHER 1886 p. 219; REGAN 1908 p. 348) und *Rhinodon* (REGAN l. c. u. A.), welche pelagisch sein sollen.

[2] Über die Gattung *Scyllium* vgl. GÜNTHER (l. c. p. 218): „Tiere die am Grunde leben und sich von Krustentieren, toten Fischen u. s. w. nähren". Eine ausführlichere Zusammenstellung der Literatur würde zu weit führen.

Arten vorhandenen Übergänge angeführt, zu Gunsten der letzteren Anschauung die weite Verbreitung der Rinne, auch bei Formen, die unter einander nicht näher verwandt sind.

Folgende Beobachtungen scheinen mir eine definitive Entscheidung der Frage zu ermöglichen. Ich halte mich dabei zunächst an *Stegostoma.* Bekanntlich ist die Haut am Boden der Hautfalten, welche die Nasenrinne bilden, dünner als an der Körperoberfläche, besitzt nur schwache oder keine Hautzähnchen und hat überhaupt eine Schleimhaut-ähnliche Beschaffenheit. Ein Schleimkanal (F. 35 u. 36 *ab*), der zwischen Mundöffnung und Nasenkapsel verläuft („Nasal" GARMAN), senkt sich nun bei der Nasenrinne, deren Verlauf er kreuzt, dorsalwärts in die Tiefe um jenseits der Rinne wieder zum Vorschein zu kommen. Bei jenem tiefen Verlauf, dorsal von der schleimhautartigen Hautstrecke, hat er aber sein Lumen verloren und ist in einen soliden sehnigen Strang umgewandelt worden, der zwischen dem vorderen oberen Lippenknorpel und der Nasenkapsel eingezwängt ist. Das Vorhandensein dieser rudimentären Strecke lässt sich, soweit ich sehe, nur in der Weise erklären, dass der Schleimkanal ursprünglich an der Körperoberfläche lag und erst sekundär, durch Entstehung der Nasenrinne, in die Tiefe gelangte, wo er, Hand in Hand mit der Umwandlung der Haut, obliterierte. Ein ganz ähnliches Verhalten des nasalen Schleimkanals konstatierte ich bei *Chiloscyllium punctatum.*

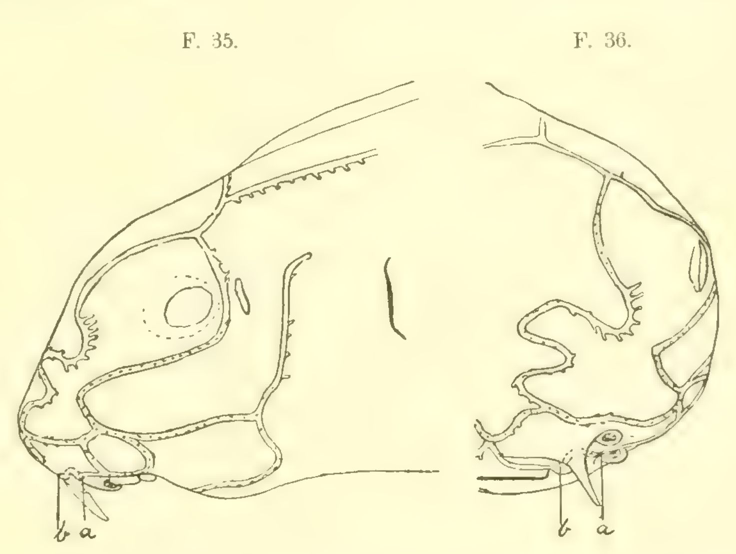


Fig. 35 und 36. *Stegostoma.* c. $^2/_5$. Schleimkanäle der linken Seite des Kopfes in lateraler Ansicht (F. 35) und von vorn gesehen (F. 36). Zwischen *a* und *b* verlauft am Boden der Nasenrinne die rudimentäre Strecke des Schleimkanals (durch punktierte Linien angedeutet).

Aus zahlreichen von GARMAN (1888) gelieferten Abbildungen geht hervor, dass bei den mit einer Nasenrinne versehenen Formen in der Regel der in Rede stehende Schleimkanal in der Tiefe vorhanden ist, wenngleich über seine Beschaffenheit im Text nichts näheres zu finden ist (Vergl. l. c. *Ginglymostoma* t. XVI, f. 2, 3; *Scylliorhinus* t. XVII, f. 2, 3; *Heterodontus philippi* t. XVII, f. 2,3, sowie zahlreiche Rochen). Da es sehr unwahrscheinlich ist, dass der Kanal am Boden der Nasenrinne entstand und

bei der Mehrzahl der Haie sekundär durch Verstreichen der letzteren an die Körperoberfläche gelangte, so sehe ich in den erwähnten Befunden bei Haien und Rochen eine Bestätigung der Ansicht GEGENBAURS. Ich tue das um so eher, als diese Auffassung auch mit den Befunden der Embryologie in bestem Einklang steht.

Bei den Holocephalen fehlen zwar die nasalen Schleimkanäle, doch lässt sich, sowohl im Hinblick auf die Entwickelung (vgl. SCHAUINSLAND 1903, t. XV, insbesondere f. 12) als auf die bei Haien waltenden Verhältnisse mit grösster Wahrscheinlichkeit annehmen, dass es sich auch hier um eine spezielle Anpassung, nicht um ein mit den Haien gemeinsam ererbtes Merkmal handelt.

Können wir somit die Nasenrinne als einen neuen Erwerb der Selachier auffassen, so wird bei einer Discussion ihrer Entstehung zunächst ihre physiologische Bedeutung zu erörtern sein.

Während GEGENBAUR l. c. p. 225 in dieser Beziehung im Unklaren blieb, haben HUXLEY (1876 p. 27) und besonders KEIBEL (1893 p. 486) den Vorteil betont, der für die Geruchsfunktion daraus erwachsen musste, dass beim Einatmen ein Teil des Wassers mittelst der Nasenrinne durch die Nasengruben eingesogen wurde [1]. Dieser aus dem Bau der betreffenden Organe theoretisch gezogene Schluss wird bestätigt durch eine Beobachtung, die DARBISHIRE (1907 p. 87) gelegentlich, bei *Scylliorhinus canicula*, machte. Er fand nämlich, dass bei der Inspiration ein schwacher Wasserstrom durch das Nasenloch eintrat. Ebenso stellte DEAN (1906 p. 18) bei *Chimaera* fest, dass Wasser durch die Nasenöffnungen eingeatmet wurde.

In folgender Weise glaube ich nun die Verbreitung der Nasenrinne unter den Selachiern verstehen zu können.

Bei Selachiern, die, hauptsächlich in der pelagischen Region nach Beute suchend (Notidaniden, Squaliden [= Spinaciden], Lamniden, Carchariiden), sich rasch und viel bewegen, wird der für die Funktion wichtige Wasserwechsel in der Nasengrube durch die Vorwärtsbewegung des Tieres bewirkt werden. Durch die Anordnung der vorspringenden vorderen und hinteren Lappen, und die Gestalt des Vorhofs wird das Wasser dabei gezwungen kontinuierlich das Organ zu durchströmen. Bei Tieren dagegen, die am Boden, oder in der Nähe desselben, oft stillestehend der Beute auflauern, muss der durch den Mund gehende Inspirationsstrom den Wasserwechsel in den Geruchsgruben herbeiführen.

[1] Die Angaben von HUXLEY und KEIBEL sind wenig beachtet worden. Noch 1904 wird in einer zusammenfassenden Arbeit über die Nasengruben (DIEULAFÉ p. 281) hinsichtlich der Funktion der Nasenrinne nur eine Angabe von LACEPÈDE citiert, wonach die Falten dazu dienen sollten die Nasengruben willkürlich gegen unangenehme Gerüche zu verschliessen.

Eine Anpassung hieran stellt offenbar die Nasenrinne dar. Das bei Bodenformen vorkommende Rostralwärtsrücken des Kieferapparats wird die Entstehung der Rinne begünstigt haben. Andrerseits ist es möglich, dass die Anpassung an diese Art des Wasserwechsels in den Nasengruben zu einer Annäherung der letzteren an die Mundöffnung beitrug [1].

In der Hauptsache werden wir somit die eingangs aufgestellte Frage in folgender Weise zu beantworten haben. Die Nahrung war es, die die Veränderungen am Kieferapparat bewirkte. Sie ist es auch in letzter Linie, die die Lebensweise so gestaltete, dass die Nasenrinne zur Ausbildung kam.

Nachtrag.

Als der grösste Teil dieser Arbeit bereits gedruckt war, erhielt ich durch das freundliche Entgegenkommen des Herrn Prof. B. Dean seine schöne Chimaeroiden-Monographie (Dean 1906; vgl. oben Anm. 1 S. 30). Leider konnten bei der Korrektur nur noch ein paar auf dieselbe bezügliche Zusätze gemacht werden. Sind die in jenem Werk und in vorliegender Arbeit behandelten Fragen auch in der Hauptsache verschieden, so existieren doch zahlreiche Berührungspunkte, in denen sich die Arbeiten gegenseitig ergänzen. Hier seien nur zwei Punkte erörtert.

Eine Differenz in den Anschauungen von Dean und mir existiert hauptsächlich inbezug auf die Ursachen der Autostylie (vgl. oben S. 44—45), welche D. der starken Entfaltung des Auges zuschreibt. Der mittlere Teil des Kraniums sollte durch die letztere geschwächt worden sein. Durch die Verlötung der Palatoquadrat-Spange mit dem Schädel wäre dann dieser Nachteil beseitigt und eine festere Verbindung der vorderen Partie des Kraniums mit der hinteren zustandegekommen. Mir scheint diese Erklärung aus dem Grunde nicht zu genügen, weil die enorme Grösse der Augen bei rezenten Holocephalen

[1] Dass bei manchen Rochen (*Rhynchobatus*, *Rhinobatus*, Pristiden) eine Nasenrinne nicht vorhanden ist, steht wohl mit der Benutzung der Spiracula als Inspirationsweg im Zusammenhang. Die Geruchsfunktion wird hier durch die sehr ausgedehnte, flache, gegen die Aussenwelt nur wenig durch vorspringende Falten geschützte Gestalt der Geruchsgruben unterstützt. Eine bei gewissen Arten der Gattung *Rhinobatus* in verschiedener Ausdehnung vorhandene Hautfalte scheint anzudeuten, dass auch hier einst eine Nasenrinne vorhanden war (vgl. Gegenbaur 1874 p. 224).

eine Anpassung an das Leben in grösserer Tiefe darstellen. Wir haben aber schwerlich Grund anzunehmen, dass bei dem Erwerb der Autostylie die Vorfahren der Holocephalen bereits Tiefseetiere waren. Leider ist über die Ausdehnung der Orbita bei fossilen Holocephalen wenig bekannt. Bei *Squaloraja* sind die Orbitae zwar ansehnlich, haben aber die medialen Partieen des Schädels noch nicht eingeengt (vgl. WOODWORTH 1886, t. LV; DEAN 1906 p. 139—140: „the breadth of the cranium suggests that the brain was shaped like that of a shark"), und von dem gleichfalls jurassischen *Ischyodus suevicus* giebt PHILIPPI (1897 p. 4) an, dass die Höhe der „mandelförmigen Augengrube" nur etwa $^1/_3$ der gesammten Schädelhöhe an dieser Stelle beträgt.

Inbezug auf die phylogenetischen Schlüsse bestätigen meine unabhängig gemachten Befunde durchaus die Auffassung DEAN's, dass *Callorhynchus* im allgemeinen einen primitiveren Typus repräsentiert als *Chimaera* und dass die Holocephalen von primitiven Hai-ähnlichhen Vorfahren abzuleiten sind.

Figurenerklärung.

Die Bezeichnungen der Kopf-Nerven und ihrer Austrittslöcher durch römische Ziffern bedarf keiner Erläuterung. Dasselbe gilt von den Derivaten der Constrictoren 3—6, für die ich die von RUGE modifizierte VETTER'sche Bezeichnungsweise benutze. Ursprung und Ansatz der Muskeln wurden durch ein ⁰ bez. ⁱ angegeben.

ach Cranio-hyomandibular-Gelenk.
apon, *Apon* Aponeurose.
atr Augenträger, Bulbusstütze.
can Nasenflügelknorpel.
cirr Cirrus.
cmxi unteres Derivat des Maxillarknorpels.
cmxs oberes „ „ „
cpmd Prämandibularknorpel.
cpmda accessorischer Prämandibularknorpel.
cpmx Prämaxillarknorpel.
cr Rostralknorpel.
crl laterale Crista der Labyrintregion.
ebr 1, *ebr 5*, etc, Epibrachiale des 1., des 5. Kiemenbogens etc.
ebra Extrabranchiale. (Die Extrabranchialia des Hyalbogens sind als erste aufgefasst, also *ebra 1;* die des 1. Kiemenbogens sind als *ebra 2* bezeichnet, etc.).
ebras 1, *ebras 2*, etc. dorsales Extrabranchiale 1, 2, etc.
ebrai 2 ventrales Extrabranchiale 2.
fp Parietalgrube.
fso Formen supraorbitale.
h Hyale.
hbr 1, *hbr 4*, etc. Hypobranchiale des 1., des 4. Kiemenbogens, etc.
hm Hyomandibulare.
kbr 1, *kbr 5*, etc. Keratobranchiale des 1., des 5. Kiemenbogens, etc.
l Ligament.
mam M. adductor mandibulae.
mamγ „ „ „ γ (Adductor γ).
md Mandibulare.
mla M. labialis anterior.
mlaoa M. levator anguli oris anterior.
mlaop „ „ „ „ posterior.
mlcan „ „ cartilaginis praelabialis.
mlhm „ „ hyomandibularis.
mli „ labialis inferior.
mlp „ „ posterior.
(*mlp* [F. 21] M. levator palatoquadrati).
mlpq „ „ „

mpro M. praeorbitalis.
msp „ spiracularis.
mspin spinale Muskeln.
nb N. buccalis.
nla „ für den M. labialis anterior.
nlao „ „ die Mm. levatores anguli oris.
nlaoa N. für den M. levator „ „ anterior.
nk Nasenkapsel.
nopr N. opthalmicus profundus.
nos „ „ superficialis.
np „ palatinus.
npro „ ad m. praeorbitalem.
oi M. obliquus inferior.
os M. obliquus superior.
pbr 1, *pbr 4*, etc. Pharyngobranchiale des 1., des 4. Kiemenbogens, etc.
ppo Processus postorbitalis.
prfrl Präfrontallücke.
pro Processus praeorbitalis.
pso „ supraorbitalis.
re M. rectus externus.
ri „ „ inferior.
rit „ „ internus.
rs „ „ superior.
spir Spritzloch.
thym Thymus.

Literaturverzeichnis.

Mit * bezeichnete Arbeiten waren mir im Original nicht zugänglich.

Ammon, Ludwig von, 1896. Ueber neue Stücke von Ischyodus. — Berichte d. Naturwissensch. Vereins zu Regensburg. V. Heft (für die Jahre 1894—1895), p. 253—263, t. V—VI.

Baglioni, S. 1907. Der Atmungsmechanismus der Fische. Ein Beitrag zur vergleichenden Physiologie des Atemrhytmus. — Zeitschrift f. allg. Physiologie. Bd. VII, 1908, p. 177—282, 6 Taf., 7 Textf.

Braus, Hermann, 1906. Ueber den embryonalen Kiemenapparat von Heptanchus. — Anat. Anzeiger 29. Bd., p. 545—560, 2 Figg.

Collett, R. 1905 a. Meddelelser om Norges Fiske i Aarene 1884—1901 III. (3die Hoved-Supplement til „Norges Fiske"). — Forhandlinger i Videnskabs-selsk. i Christiania for 1905, N:o 7, 173 p.

— 1905 b. Fiske indsamlede under „Michael Sars's" togter i Nordhavet 1900—1902. — Report on Norwegian Fishery and Marine Investigations. Vol II, N:o 3, 152 p., 2 t.

Cooke, A. H. 1895. Molluscs in: The Cambridge Natural History. Vol. III, London, 8:o, 535 p., figg.

Cuvier et Lacepède, Oevres de. Suplément aux oevres complètes de Buffon. Annotées par M. Flourens. Paris (ohne Jahreszahl). Vol. III, 684 p.

Darbishire, A. D. 1907. On the Direction of the Aqueous Current in the Spiracle of the Dogfish; together with some Observations on the Respiratory Mechanism in other Elasmobranch Fishes. — Journal of the Linnean Society. London. Vol. XXX, p. 86—93, 3 fig.

Day, Francis, 1878—1888. The Fishes of India. London. Vol. I. Text. 816 p., fol.

—— 1880—1884. The Fishes of Great Britain and Ireland. London. 8:o, Vol. II. 388 p., tabb.

*Dean, Bashford, 1900. On the Embryology and Philogeny of Chimaera. (Amer. Morph. Soc.). Science N. S. Vol. 11, p. 169—170.

*—— 1903. An Outline of the Development of a Chimaeroid. — Biolog. Bulletin Woods Holl. Boston. Vol. 4, p. 270—286, 19 figg.

—— 1904. Notes on the Long-Snouted Chimaeroid of Japan, Rhinochimaera (Harriotta) Pacifica (Garman) Mitsukuri. — Journal of the Coll. of Science Imp. Univ., Tokyo, Japan. Vol. XIX, Ant. 2, 20 p., 2 t.

*—— 1905. Some Embryological Evidence as to the Position of Chimaera. — C. R. 6.me Congr. internat. Zool. Berne, p. 294—297.

—— 1906. Chimaeroid Fishes. Carnegie Institution. Washington. Publ. 32, 172 p., 11 t., 144 f.

Diesing, K. M. 1859. Nachträge und Verbesserungen zur Revision der Myzhelminthen. — Sitzungsberichte d. Math.-naturw. Cl. d. K. Akad. d. Wissensch. Wien. Bd. 35, p. 421—451.

Dieulafé, Léon, 1904. Les fosses nasales des Vertébrés. — Journal Anat. Physiol. Paris 40. Année p. 268—298, 414—444; 41. Année 1905 p. 102—112, 300—318, 478—560, 658—678, 52 f.

Dohrn, A. 1885. Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. VII. Entstehung und Differenzierung des Zungenbein- und Kieferapparates der Selachier. — Mitteilungen a. d. Zool. Station zu Neapel. 6. Bd., p. 1—48.

Duméril, Aug. 1865. Histoire naturelle des Poissons ou Ichthyologie générale. T. I, Elasmobranches, 2 Partie. Paris, 8:o, 720 p.

Faber, Friedrich, 1829. Naturgeschichte der Fische Islands. Frankfurt am Main. 4:o, 206 p.

Franz, V. 1905. Zur Anatomie, Histologie und funktionellen Gestaltung des Selachierauges. — Jenaische Zeitschr. Bd. 40, p. 697—840, t. XXIX, 32 figg.

Fürbringer, Karl, 1903. Beiträge zur Kenntnis des Visceralskelets der Selachier. — Morph. Jahrb. Bd. XXXI, p. 360—445, t. XVI—XVIII.

—— 1904. Beiträge zur Morphologie des Skeletes der Dipnoer nebst Bemerkungen über Pleuracanthiden, Holocephalen und Squaliden. — Jenaische Denkschriften Bd. IV; Semon, Zoolog. Forschungsreisen. Bd. I, p. 423—510, t. XXXVII—XLI, 38 figg.

Fürbringer Max, 1896. Ueber die mit dem Visceralskelet verbundenen spinalen Muskeln bei Selachiern. — Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. XXX (N. F. XXIII), p. 127—135.

—— 1897. Ueber die spino-occipitalen Nerven der Selachier und Holocephalen und ihre vergleichende Morphologie. — Festschr. f. Gegenbaur, Bd. III, p. 349—788, t. I—VIII.

Garman, S. 1888. On the Lateral Canal System of the Selachia and Holocephala. — Bulletin of the Mus. of. Comp. Zoölogy. Harvard Coll., Cambridge, Mass. Vol. XVII, p. 57—119, 53 t.

—— 1904. The Chimaeroids (Chismopnea Raf. 1817; Holocephala Müll. 1834), especially Rhinochimaera and its Allies. — Ibid. Vol. XLI, N:o 2, p. 243—272, 15 t.

Gaupp, Ernst, 1905. Das Hyobranchialskelet der Wirbeltiere. — Ergebnisse d. Anat. u. Entwickelungsgesch. Bd. XIV, 1904, p. 808—1048, 46 figg.

Gegenbaur, Carl, 1872. Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. Heft III. Das Kopfskelet der Selachier als Grundlage zur Beurtheilung der Genese des Kopfskelets der Wirbelthiere. Leipzig, 4:o, 316 p., 22 tabb.

—— 1898. Vergleichende Anatomie der Wirbelthiere mit Berücksichtigung der Wirbellosen. Bd. I. Leipzig, 8:o, 978 p., 619 figg.

Goette, A. 1901. Über die Kiemen der Fische. — Zeitschr. für wissensch. Zool. Bd. 69, p. 533—577.

Good, G. B. & Bean, T. H. 1894. On Harriotta, a new type of Chimaeroid Fishes. — Proc. U. S. Nat. Museum. Vol. XVII.

Goodrich, E. S. 1909. Vertebrata craniata (First Fascicle: Cyclostomes and Fishes) in: A Treatise on Zoology edited by Ray Lankester. Part. IX, 8:o, 518 p., figg.

Günther, A. 1886. Handbuch der Ichthyologie. Uebersetzt von G. v. Hayek. Wien, 8:o, 530 p., 363 f.

Haswell, William A. 1885. Studies on the Elasmobranch Skeleton. — Proceedings of the Linnean Soc. of N. S. Wales. Vol. IX, for the year 1884, p. 71—119, pl. I—II.

Hubrecht, A. A. W. 1876, 1878. Pisces. In: Bronn's Klassen und Ordnungen des Thier-Reiches. Bd. VI, Abt. I, p. 1—80, t. I—X.

—— 1877 a. Notiz über einige Untersuchungen am Kopfskelet der Holocephalen. — Morphol. Jahrb. Bd. 3, p. 280—282.

—— 1877 b. Beitrag zur Kenntnis des Kopfskeletes der Holocephalen. — Niederl. Arch. f. Zool. Bd. III, 22 p. (Sep.), t. XVII.

Huxley, T. H. 1876. Contributions to Morphology. Ichtyopsida. N:o 1. On Ceratodus forsteri, with Observations on the Classification of Fishes. — Proc. Zool. Soc. London. p. 24—59, 11 f.

Jaekel, O. 1890. Über Flossenstrahlen oder Ichthyodorulithen im Allgemeinen. — Sitzungsber. d. Gesellsch. Naturf. Freunde zu Berlin, p. 119—131.

*—— 1895. Ueber die Organisation der Pleuracanthiden. — Ibid. p. 69—85, 2 f.

Jaquet, M. 1897, 1898. Contribution a l'Anatomie comparée des systèmes squelettaire et musculaire de Chimaera Collei, Callorhynchus antarcticus, Spinax niger, Protopterus annectens, Ceratodus Forsteri et Axolotl. — Arch. de Sc. méd. . . . de Bucarest. Paris. T. II, p. 174—206, t. V—VIII; T. III, p. 300—340, t. XXIV—XXIX.

Keibel, F. 1893. Zur Entwickelungsgeschichte und vergleichenden Anatomie der Nase und des oberen Mundrandes (Oberlippe) bei Vertebraten. — Anatom. Anz. Bd. VIII. 474—487, 2 f.

Koken, 1889. [Über Pleuracanthus Ag. oder Xenacanthus Beyr.] — Sitzungsber. Ges. Naturf. Freunde, Berlin, p. 77—94.

La Cepède, 1798. Histoire naturelle des Poissons. T. I. Paris. 4:o, 532 p., tabb.

Lilljeborg, W. 1891. Sveriges och Norges Fiskar. III. delen. Upsala. 8:o, 830 p.

Luther, Alex. 1909. Untersuchungen über die vom N. trigeminus innervierte Muskulatur der Selachier (Haie und Rochen) unter Berücksichtigung ihrer Beziehungen zu benachbarten Organen. — Acta Soc. Scient. fennicae, Tom. XXXVI, N:o 3, 176 p., 5 t., 23 f.

Müller, J. 1836. Vergleichende Anatomie der Myxinoiden, der Cyclostomen mit durchbohrtem Gaumen. 1. Teil. Osteologie und Myologie. — Abhandlungen d. phys.-math. Kl. d. K. Akad. d. Wissensch. zu Berlin a. d. J. 1834. p. 65—312, t. I—IX.

Monticelli, Fr. Sav. 1889. Alcune considerationi biologiche sul genere Gyrocotyle. — Atti della Soc. ital. di scienzi naturali. Anno 1889, vol. XXXII, p. 327—329.

Nilsson, S. 1855. Skandinavisk Fauna. 4. delen, Fiskarna. 3. häftet. Lund. 8:o, p. 487—768.

Olsson, Peter, 1872. Iakttagelser öfver skandinaviska fiskars föda. — Acta Univ. Lundensis. Vol. VIII, 1871, 12 p.

—— 1896. Sur Chimaera monstrosa et ses parasites. — Mém. de la Soc. Zoolog. de France. T. IX, p. 499—512, 9 f.

Parker, T. Jeffery and Haswell, William A. 1897. A Text-Book of Zoology. Vol. II. London. 8:o, 683 p., figg.

Philippi, E. 1897. Ueber Ischoydus suevicus n. sp. Ein Beitrag zur Kenntnis der fossilen Holocephalen. — Palaeontographica Bd. 44, p. 1—10, t. I—II.

Rauschenplat, Ernst, 1901. Ueber die Nahrung von Thieren der Kieler Bucht. — Wissensch. Meeresunters. N. F. Bd. V, Abt. Kiel. p. 83—151.

Regan, C. Tate, 1908. A Revision of the Sharks of the Family Orectolobidae. — Proceedings Zool. Soc. of London. p. 347—364, pl. XI—XIII.

Reis, Otto M. 1895. On the Structure of the Frontal Spine and the Rostrolabial Cartilages of Squaloraja and Chimaera. — Geolog. Magazine. N. S. Decade IV. Vol. II, p. 385—391, pl. XII.

—— 1897. Das Skelett der Pleuracanthiden und ihre systematischen Beziehungen. — Abhandl. Senckenb. Naturf. Ges. Frankfurt a. M. Bd. XX, 1903, p. 55—156, 1 t.

Ruge, Georg, 1896. Ueber das peripherische Gebiet des Nervus facialis bei Wirbelthieren. — Festschr. f. Gegenbaur. Bd. III. Leipzig, 1897. 4:o, p. 193—348, 76 figg.

Sagemehl, M. 1885. Fische. In: Bronn's Klassen und Ordnungen des Tier-Reichs. Bd. VI, Abt. I, 4. Lief., p. 97—112, t. XI—XII.

Schauinsland, H. 1903. Beiträge zur Entwickelungsgeschichte und Anatomie der Wirbeltiere I—III. Zoloogica. Bd. XVI, 168 p., 56 t.

Smitt, T. A. 1895. Skandinaviens Fiskar, målade af W. von Wight, beskrifna af B. Fries, C. U. Ekström och C. Sundevall. II. Uppl. Bearbetning och fortsättning. Text, senare delen.

Solger, B. 1876. Ueber zwei im Bereiche des Visceralskelets von Chimaera monstrosa vorkommende, noch unbeschriebene Knorpelstückchen. — Morph. Jahrb. Bd. I, p. 219—221, t. VI, f. 3.

Stannius, H. 1849. Das peripherische Nervensystem der Fische, anatomisch und physiologisch untersucht. — Rectorats-Programm. Rostock. 4:o, 156 p., 5 t.

Tiesing, B. 1896. Ein Beitrag zur Kenntnis der Augen-, Kiefer- und Kiemenmuskulatur der Haie und Rochen. — Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. 30, p. 75—126, t. V—VII.

Vetter, Benjamin, 1874. Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Kiemen- und Kiefermusculatur der Fische. — Ibid. Bd. VIII, p. 405—458, t. XIV—XV.

—— 1873. Ditto. II. Teil. — Ibid. XII, 431—550, t. XII—XIV.

Waite, Edgar R. 1899. Stegostoma tigrinum Gmel. An Addition to the Fauna of New South Wales. — Records Austral. Museum. Vol. 3, p. 133—134.

—— 1901. Studies in Australian Sharks, with Diagnosis of a new Family. — Ibid. Vol. 4, p. 28—35. 1 pl., 1 f.

White, Philip J. 1895. The existence of skeletal elements between the mandibular and hyoid arches in Hexanchus and Laemargus. — Anatom. Anz. Bd. 11, H. 2 (Jahreszahl des Bandes 1896), p. 57—60, 3 f.

Woodward, A. Smith, 1886. On the Anatomy and Systematic Position of the Liassic Selachian, Squaloraja polyspondyla, Agassiz. — Proceedings of the Zool. Soc. of London for the year 1886, p. 527—538, pl. LV.

Yarrell, W. 1859. History of British Fish. 3. edit. John Richardson. Vol. VI, 388 p.

Zittel, Karl A. 1887—1890. Palaeozoologie, Bd. III, Vertebrata (Pisces, Amphibia, Reptilia, Aves) in: Handbuch der Palaeontologie. München und Leipzig. 8:o, 900 p., 719 figg.







